ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 82

9

СЕНТЯБРЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
1997

ТОМ 82 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1997, № 9

УДК 581.45 : 581.82 : 582.623.2

© **А. Е. Васильев, Л. Е. Муравник**

ДИНАМИКА КЛЕТОЧНЫХ КОМПОНЕНТОВ ТКАНЕЙ ЛИСТА *POPULUS DELTOIDES* (*SALICACEAE*) В ХОДЕ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА.

2. ПАЛИСАДНЫЙ МЕЗОФИЛЛ В ХОДЕ РОСТА[1]

A. E. VASSILYEV, L. E. MURAVNIK. CELL COMPONENT DYNAMICS IN THE LEAF TISSUES OF *POPULUS DELTOIDES* (*SALICACEAE*) DURING LIFE CYCLE. 2. PALISADE MESOPHYLL DURING GROWTH[1]

Приведены данные об изменении количественных параметров клеточных компонентов палисадного мезофилла листьев *Populus deltoides* на 4 стадиях развития: закладки листа, деления, растяжения и окончания роста (зрелости). Установлено, что разные компоненты имеют различную динамику. Объем вакуолей в клетках мезофилла возрастает в 54 раза, пероксисом — в 44, хлоропластов — в 35, митохондрий — в 2.8, цитозоля — в 1.7; объем эндоплазматического ретикулума и диктиосом сокращается. Число пластид на клетку уменьшается, пероксисом — увеличивается на 3-й стадии, затем мало изменяется, митохондрий — сначала уменьшается, но при созревании листа вновь возрастает, не достигая, однако, первоначального значения, а диктиосом — остается более или менее постоянным. Закончившая рост клетка палисадного мезофилла содержит в среднем 18 хлоропластов (23 % объема клетки) со 135 гранами и 200 пластоглобулами в каждом, 102 митохондрии (2 %), 16 пероксисом (0.5 %), 5 диктиосом и 1230 плазмодесм.

Ранее нами (Васильев, Муравник, 1997) был проведен количественный ультраструктурный анализ различных зон и слоев апикальной меристемы побега *Populus deltoides* Marsh., в том числе клеток 2—3-го слоев листового бугорка, дающего начало внутренним тканям листа, включая мезофилл. Данная статья посвящена изменению количественных и (в меньшей степени) качественных ультраструктурных признаков клеток центральной по значению ткани листа — палисадного мезофилла в ходе его роста. В следующей статье (Васильев, 1997) речь пойдет об изменении этих признаков палисадных клеток на завершающем этапе жизненного цикла листа — естественном старении.

Жизненный цикл листа для удобства был подразделен на 8 стадий.

1. Закладки листа в виде листового бугорка на апексе побега.
2. Деления клеток (исследованы листья, достигшие 1/2 окончательной длины, в которых происходят как деление, так и растяжение клеток, а зрелые ситовидные элементы в мелких жилках еще отсутствуют, т. е. еще нет экспорта ассимилятов).
3. Растяжения клеток (исследованы листья, достигшие 2/3 окончательной длины, растущие только за счет растяжения клеток; интенсивность фотосинтеза — 75 % от максимальной (Dickmann, 1971a)).
4. Зрелости (исследованы недавно закончившие рост листья).
5. Предстарческая (исследованы внешне нормальные зеленые листья осенью).
6. Начала старения (исследованы осенние листья с первыми признаками побледнения).
7. Середины старения (исследованы светло-зеленые листья).
8. Полного старения (исследованы полностью желтые, легко отделяющиеся листья).

Далее описываются стадии 2—4 в сравнении со стадией 1, охарактеризованной в предыдущей статье.

---

[1] Работа проводится при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 94-04-11455).

Материал и методика

Для исследования брали участки 1 × 6 мм листовой пластинки *P. deltoides* из ее средней части между жилками 1-го порядка. Время взятия образцов — около 10 ч утра. Исследовали клетки 1-го и 2-го слоев палисадного мезофилла на адаксиальной стороне пластинки листа. Для каждой стадии определяли те же параметры клеток, что и в 1-й статье. Кроме них определяли ширину (диаметр) и число на срезе гран хлоропласта, общее число гран в пластиде, толщину и число тилакоидов в гранах, число пластоглобул в хлоропласте и клетке, площадь поверхности внутренних мембран митохондрий. Методика подготовки материала для электронно-микроскопического исследования и методика количественного морфометрического анализа описаны в основном в предыдущей статье (Васильев, Муравник, 1997). Добавим только, что средний объем клетки палисадного мезофилла рассчитывали по формуле объема цилиндра (используя средние значения высоты и ширины клеток на срезе), объем хлоропластов на стадии деления — по формуле объема двояковыпуклой линзы, на последующих стадиях — плосковыпуклой линзы (используя средние значения диаметра и толщины пластид). Число пластоглобул на клетку определяли делением их общего объема на средний объем 1 глобулы, который получали по формуле объема шара (используя диаметр глобулы). Делением числа глобул в клетке на число хлоропластов получали среднее число пластоглобул на хлоропласт. Число гран на хлоропласт рассчитывали делением объема гран в пластиде на объем 1 граны, который определяли по формуле объема цилиндра (используя высоту и диаметр граны). Площадь поверхности внутренних мембран в 1 мкм^3 митохондрий определяли с помощью трафарета в виде параллельных линий делением удвоенного числа пересечений с ними на суммарную длину линий (в микрометрах) на срезе митохондрии.

Число плазмодесм на 1 мкм^2 и на всю клетку определяли, используя данные W. Russin и R. Evert (1985) о числе плазмодесм на 1 мкм среза разных стенок клетки палисадного мезофилла *P. deltoides* из естественного местообитания в США. Мы сочли возможным использовать эти данные, так как размеры клеток листа американских и нашего (растущего в С.-Петербурге) экземпляров оказались весьма близкими: для 1-го слоя адаксиального палисадного мезофилла 47.3 × 9.2 (Russin, Evert, 1984) и 41.0 × 7.54 мкм соответственно. Данные о числе плазмодесм на 1 мкм^2 оболочки клетки 1-го слоя палисадного мезофилла использовали для расчета среднего числа плазмодесм в латеральной стенке (определяя ее площадь по формуле боковой поверхности цилиндра), в стенке с клеткой адаксиальной эпидермы (по формуле площади круга) и в стенке со 2-м слоем (по формуле площади эллипса) и во всей клетке (суммируя полученные значения).

Динамика клеточных компонентов 1-го и 2-го слоев адаксиальной палисады оказалась весьма сходной, поэтому в статье количественные параметры приводятся только для 1-го слоя.

Результаты

Листья *P. deltoides*, несмотря на их довольно большие размеры, растут очень быстро: от момента начала выхода их из ростовой почки до завершения роста проходит всего около 2 недель (Dickmann, 1971a; наши наблюдения). Этим *P. deltoides* отличается от других исследованных видов *Populus*, у которых листья растут в течение 50—100 дней (Цельникер, Май, 1979; Паутов, 1996).

Как отмечалось (Васильев, Муравник, 1997), на стадии закладки (стадии листового бугорка) клетки листьев мало отличаются по количественным параметрам ультраструктуры от клеток апикальной меристемы.

Стадия деления клеток

Клетки принимают палисадную форму (отношение длины к ширине — 4.5) и, хотя и не утрачивают способности к делению, растут растяжением, что связано с образованием и разрастанием центральной вакуоли. По сравнению с листовым бугорком вакуолярный объем в клетке увеличивается более чем в 24 раза, тогда как объем самой клетки — только в 3. При этом доля цитозоля (основного компонента меристематической клетки) сокращается почти в 1.5 раза, хотя образование его продолжается и объем в клетке увеличивается более чем в 2 раза (табл. 1 и 2). Правда, концентрация рибосом в нем несколько сокращается.[2] Эти данные свидетельствуют

ТАБЛИЦА 1

Динамика парциального объема компонентов клеток палисадного мезофилла в ходе роста листа, %

Компоненты клеток	Стадии			
	1	2	3	4
Оболочка	7.4±0.29	6.8±0.39	5.7±0.49	6.5±0.48
Вакуоли	4.7±0.50	34.6±2.50	48.6±3.40	48.5±3.36
Ядро	24.3±1.81	7.0±1.02	4.5±0.88	3.4±0.67
Цитоплазма	63.6±1.83	51.5±2.57	41.2±4.28	41.5±2.86
пластиды	3.9±0.27	12.5±1.16	19.6±2.51	23.1±1.74
митохондрии	4.6±0.31	2.1±0.21	2.3±0.41	2.3±0.30
пероксисомы	0.1±0.04	0.3±0.06	0.6±0.12	0.6±0.12
диктиосомы	0.6±0.08	0.2±0.06	0.2±0.05	0.1±0.02
ретикулум	1.2±0.17	0.6±0.12	0.1±0.04	0.1±0.06
цитозоль	53.3±1.64	35.9±1.70	18.5±1.62	15.4±1.13

Примечание. Стадии (здесь и в табл. 2, 4, 6—9): 1 — закладки листа, 2 — деления клеток, 3 — растяжения клеток, 4 — зрелости.

ТАБЛИЦА 2

Динамика объема компонентов клеток палисадного мезофилла в ходе роста листа, мкм^3

Компоненты клеток	Стадии			
	1	2	3	4
Оболочка	24.3	74.5	74.9	121.1
Вакуоли	15.7	377.5	642.6	920.6
Ядро	80.5	76.4	59.7	64.9
Цитоплазма	210.5	561.7	515.2	789.1
пластиды	12.9	136.8	259.6	438.2
митохондрии	15.1	23.3	30.5	42.5
пероксисомы	0.3	2.8	7.3	13.2
диктиосомы	2.0	2.2	2.0	0.7
ретикулум	3.9	6.1	1.8	2.7
цитозоль	174.3	393.7	244.2	291.7
Вся клетка в целом	331	1090	1322	1899

---

[2] Динамика цитоплазматических и пластидных рибосом будет детально проанализирована в отдельной статье.

ТАБЛИЦА 3

Динамика числа органелл в клетках палисадного мезофилла в ходе роста листа

Стадии	Органеллы							
	пластиды		митохондрии		пероксисомы		диктиосомы	
	а	*б*	*а*	*б*	*а*	*б*	*а*	*б*
1	6.5±0.3	44	12.1±0.7	119	0.5±0.1	6	1.6±0.2	8
2	7.9±0.5	37	9.1±0.6	29	2.4±0.2	8	1.6±0.2	4
3	8.8±0.5	17	8.1±1.1	31	3.6±0.6	20	0.7±0.2	2
4	11.3±0.5	18	16.3±1.4	102	3.2±0.6	16	0.8±0.3	5

Примечание. Число органелл: *а* — на срезе клетки, *б* — в целой клетке.

о том, что темп синтеза «живой материи» в клетке снижается по сравнению с таковым в меристеме. Слой цитозоля вместе с органеллами занимает постенное положение в клетке и имеет довольно большую, но неравномерную ширину. Центральная вакуоль возникает за счет слияния мелких вакуолей, характерных для клеток меристемы. Об этом свидетельствует наличие на срезах некоторых палисадных клеток цепочек мелких вакуолей с контактирующими и даже слившимися в отдельных местах тонопластами. В вакуолях части клеток откладываются фенольные соединения, приобретающие под влиянием фиксации вид темных включений разнообразной структуры и топографии.

На описываемой стадии уже четко видна специализация клеток мезофилла. Резко увеличивается объем органелл, характеризующих хлоренхиму: хлоропластов — в 10.5 раза, пероксисом (наименее выразительных компонентов меристемы) — в 9.3 раза, тогда как объем других органелл (митохондрий, эндоплазматического ретикулума, диктиосом) увеличивается мало или не увеличивается совсем (ядро), а парциальный объем их даже сокращается (табл. 1 и 2). Почти полностью исчезают липидные капли. Хлоропласты на этой стадии становятся доминирующими компонентами цитоплазмы. Однако число их в клетке не увеличивается (табл. 3), следовательно, темп их репликации не превышает темпа деления палисадных клеток. Рост пластидома в клетке, темп которого на этой стадии, очевидно, максимальный, происходит исключительно за счет увеличения величины хлоропластов, разрастания их преимущественно в одном направлении. Средний объем 1 хлоропласта увеличивается более чем в 50 раз (табл. 4). Некоторое увеличение числа пластид на срезе клетки (табл. 3) объясняется увеличением их индивидуального объема и соответственно линейных размеров (табл. 5). Рост хлоропластов происходит за счет форми-

ТАБЛИЦА 4

Динамика объема индивидуальных органелл в клетках палисадного мезофилла в ходе роста листа, мкм^3

Органеллы	Стадии			
	1	2	3	4
Пластиды	0.07	3.69	15.3	24.34
Митохондрии	0.06	0.19	0.36	0.39
Пероксисомы	0.02	0.06	0.31	0.82
Диктиосомы	0.08	0.12	0.10	0.12

рования тилакоидной системы (которая увеличивается в 35 раз) и стромы (увеличивается почти в 10 раз без изменения парциального объема; табл. 6 и 7).

Большинство хлоропластов принимает правильную форму двояковыпуклых или плосковыпуклых линз и располагается в постенном слое цитоплазмы довольно упорядоченно — вдоль боковых стенок клетки, не прижимаясь к плазмалемме. Тилакоидная система пластид также ориентируется упорядоченно — параллельно их поверхности в одном направлении; тилакоиды варьирующей ширины и ориентации, характерные для меристемных пластид, исчезают. Тилакоидная система в основном состоит из мелких гран (чаще всего из 3, максимально из 6 узких тилакоидов; табл. 8). Строма ювенильных хлоропластов, электронная плотность которой еще возросла, насыщена пластидными рибосомами. Интересно отметить резкое (почти в 9 раз) увеличение числа пластоглобул, не сопровождающееся увеличением их размера (табл. 8).

Второй быстро растущий компонент палисадных клеток — пероксисомы — чаще всего имеет форму коротких изогнутых стержней (на поперечном срезе — кругов), иногда гантелей (признак их деления). Обычно они находятся в контакте с трубочками агранулярного эндоплазматического ретикулума и еще не связаны с хлоропластами. Пероксисомы значительно увеличиваются в размере (табл. 4 и 5), но незначительно — в числе (табл. 3).

В отличие от пластид объем хондриома в клетке на описываемой стадии увеличивается очень мало (табл. 2), а число митохондрий резко (в 4 раза) падает (табл. 3), т. е. репликация этих органелл значительно замедляется или даже останавливается. Однако линейный размер (табл. 5) и объем 1 митохондрии (табл. 4) достоверно увеличиваются, митохондрии растут. К этому следует добавить и увеличение площади поверхности митохондриальных крист (табл. 9; табл. I, *в* сравнить с табл. I, *а*). Митохондрии располагаются в цитоплазме без видимого порядка.

Хотя доля гранулярного эндоплазматического ретикулума (ГЭР) на описываемой стадии по сравнению с меристемой сокращается (табл. 1), объем его в клетке возрастает (табл. 2), что связано с увеличением количества цитоплазмы. Элементы ГЭР на срезах имеют вид коротких одиночных цистерн. Помимо них в клетках сохраняются и трубочки агранулярного эндоплазматического ретикулума (АЭР), иногда образующие небольшие скопления.

ТАБЛИЦА 5

Динамика линейных размеров органелл клеток палисадного мезофилла в ходе роста листа, мкм

Стадии	Органеллы									
	ядро		хлоропласты		митохондрии		пероксисомы		диктиосомы	
	а	*б*	*а*	*б*	*а*	*б*	*а*	*б*	*а*	*б*
1	6.52±0.21	6.14±0.23	0.94±0.05	0.39±0.01	0.63±0.02	0.36±0.01	0.36±0.05	0.20±0.01	0.79±0.01	0.16±0.01
2	6.33±0.24	4.94±0.13	3.64±0.14	0.70±0.03	0.95±0.05	0.50±0.02	0.65±0.06	0.29±0.02	0.95±0.29	0.18±0.05
3	6.52±0.22	4.14±0.21	5.38±0.18	1.32±0.04	1.04±0.09	0.66±0.02	0.82±0.04	0.60±0.03	0.77±0.22	0.21±0.04
4	6.12±0.51	3.93±0.52	6.54±0.15	1.38±0.05	1.02±0.03	0.70±0.02	1.19±0.03	0.81±0.03	0.93±0.04	0.18±0.01

Примечание. Диаметр органелл: *а* — больший, *б* — меньший.

ТАБЛИЦА 6

Динамика парциального объема компонентов хлоропластов палисадного мезофилла в ходе роста листа, %

Компоненты хлоропластов	Стадии			
	1	2	3	4
Оболочка	10.8±0.73	6.4±0.44	5.8±0.73	4.2±0.28
Граны	0.4±0.25	13.8±1.92	21.9±1.77	24.6±2.02
Межгранные тилакоиды	5.0±1.36	5.0±1.03	9.4±1.04	5.7±0.21
Крахмальные зерна	6.5±2.08	4.5±2.30	1.6±0.61	12.7±0.79
Периферический ретикулум	3.2±0.59	1.1±0.28	0.6±0.24	0.3±0.10
Пластоглобулы	0.5±0.18	0.4±0.20	0.6±0.20	2.1±0.59
Строма	73.6±2.53	68.8±2.28	60.2±3.09	50.5±2.34

ТАБЛИЦА 7

Динамика объема компонентов хлоропластов в клетке палисадного мезофилла в ходе роста листа, мкм^3

Компоненты хлоропластов	Стадии			
	1	2	3	4
Оболочка	1.4	8.7	15.1	18.4
Граны	0.1	18.9	56.9	107.8
Межгранные тилакоиды	0.6	6.8	24.4	25.0
Крахмальные зерна	0.8	6.1	4.2	55.7
Периферический ретикулум	0.4	1.5	1.6	1.3
Пластоглобулы	0.1	0.5	1.6	9.2
Строма	9.5	94.0	156.3	221.3
Все хлоропласты в целом	21.9	136.6	259.6	438.2

ТАБЛИЦА 8

Динамика параметров гран и пластоглобул пластид клеток палисадного мезофилла в ходе роста листа

Параметры	Стадии			
	1	2	3	4
Граны				
Число тилакоидов	Не определяли	4.1±0.16	5.6±0.23	11.6±0.85
Толщина тилакоидов, мкм		0.02±0.001	0.02±0.001	0.02±0.001
Диаметр, мкм		0.5±0.02	0.5±0.02	0.5±0.02
Число на срез пластиды		12.4±1.29	21.2±1.47	27.5±0.96
Число на пластиду		32	152	136
Пластоглобулы				
Диаметр, мкм	0.08±0.010	0.07±0.040	0.07±0.003	0.17±0.008
Число на срез пластиды	1.1±0.32	4.6±0.38	5.8±0.43	6.9±0.65
Число на пластиду	8.5	75.5	525.8	199
Число на клетку	373	2793	8939	3580

ТАБЛИЦА 9

Динамика поверхностной плотности внутренних мембран митохондрий клеток палисадного мезофилла в ходе роста листа

Площадь поверхности внутренних мембран, мкм^2	Стадии			
	1	2	3	4
В 1 мкм^3 объема митохондрии	19.9±0.96	23.9±0.91	23.3±1.24	21.6±0.95
В 1 митохондрии	1.2	4.5	8.4	8.4
Во всех митохондриях клетки	300	557	711	918

Изменения аппарата Гольджи состоят в уменьшении парциального объема (табл. 1) и числа в клетке (табл. 3) диктиосом. Структура последних (табл. I, *е*, *ж*), как и структура, и характер распределения секреторных пузырьков, визуально не изменяются. Клеточные оболочки стали несколько толще (в среднем 0.1 мкм), но структура их осталась такой же. Кортикальные микротрубочки встречаются крайне редко.

Стадия растяжения клеток

Размер клеток увеличивается исключительно за счет разрастания центральной вакуоли, объем протопласта (ядро + цитоплазма) даже сокращается (табл. 2). Произошла естественная мацерация клеток с разъединением их латеральных стенок и образованием межклетников. Важной особенностью роста палисадных клеток на этой стадии является значительное сокращение в клетке (очевидно, за счет локального автолиза) объема цитозоля — аппарата синтеза конституционных белков. В связи с этим слой постенной цитоплазмы в клетках заметно сокращается и хлоропласты (по-прежнему наиболее интенсивно растущие клеточные компоненты) на значительном протяжении располагаются очень близко к плазмалемме.

Объем хлоропластов в клетке продолжает увеличиваться (почти в 2 раза по сравнению с предыдущей стадией), то же происходит и с пероксисомами (в 2.6 раза; табл. 2). Однако увеличение объема хлоропластов происходит исключительно за счет возрастания их величины (табл. 4 и 5); при этом число хлоропластов в клетке сокращается более чем вдвое (табл. 3), т. е. на предыдущей стадии темп деления клеток превышал темп репликации пластид. Пероксисомы же увеличиваются как в размерах, так и в числе, причем сильнее, чем пластиды.

Все хлоропласты приобретают правильную плосковыпуклую форму и располагаются вдоль латеральных стенок клеток практически без промежутков, т. е. контактируют друг с другом краями. Наиболее характерные количественные изменения пластид — дальнейшее увеличение стромы и наращивание тилакоидной системы (как гран, так и межгранных тилакоидов; табл. 6 и 7). При этом увеличиваются и высота, и в особенности число гран (при сохранении их диаметра; табл. 8). Часть мембран межгранных тилакоидов переходит в мембраны трубочек периферического ретикулума — выростов в строму внутренней мембраны пластидной оболочки. Таким образом, непрерывность всех внутренних мембран хлоропласта сохраняется. Пластидные рибосомы в строме располагаются не равномерно, как на предыдуших стадиях, а собираются в группы по нескольку десятков, при этом в большей части стромы рибосомы уже не содержатся (табл. II, *б* сравнить с табл. II, *а*). Небольшая часть рибосом находится в контакте с мембранами тилакоидов. Как и на предыдущей стадии, хлоропласты содержат мелкие (0.4—0.5 × 0.2 мкм) эллипсоидальные крахмальные зерна. Продолжается увеличение доли пластоглобул в хлоропластах (табл. 6), их массы (более чем в 3 раза по сравнению с предыдущей стадией;

табл. 7), а также числа (в 7 раз) при сохранении ими очень небольшого размера (табл. 8).

Форма пероксисом из стержневидной превращается в эллипсоидальную за счет преимущественного роста меньшего диаметра (табл. 5); картины их деления перестают выявляться. Важное изменение: они вступают в тесный контакт с хлоропластами (указание на то, что клетки приобретают способность к фотодыханию).

Парциальный (табл. 1) и общий объем (табл. 2) остальных цитоплазматических компонентов или достоверно не увеличился (митохондрии), или даже снизился (гранулярный ретикулум, диктиосомы). Величина митохондрий увеличилась (табл. 4 и 5) и соответственно увеличилась площадь поверхности крист в пересчете на 1 митохондрию (табл. 9). Однако число митохондрий в клетке (табл. 3) не изменилось. Часть митохондрий находится в контакте с хлоропластами и пероксисомами, обеспечивающем кооперацию всех этих органелл в процессе фотодыхания. Аппарат Гольджи структурно не изменяется; количественные изменения его состоят в некотором уменьшении диаметра диктиосом и их числа в клетке. Структура и толщина клеточной оболочки остаются такими же, как и на предыдущей стадии.

Стадия зрелости

В клетках палисадного мезофилла, закончивших рост, как и в клетках, растущих растяжением, доля вакуолей составляет около 1/2 объема клетки, около 1/4 приходится на хлоропласты, в оставшейся 1/4 основное место принадлежит цитозолю. Ядро, в меристематическом зачатке листа по парциальному объему находившееся на 2-м месте после цитозоля, теперь занимает лишь 5-е место, уступая даже клеточной оболочке (табл. 1). Это связано с тем, что в растущей клетке объем ядра не только не увеличивается, но даже сокращается (табл. 2). Рост клетки происходит преимущественно за счет разрастания центральной вакуоли под влиянием осмотического поступления в нее воды. Так, по сравнению с меристематической клеткой листового бугорка клеточный объем возрастает в 6 раз, а вакуолярный — в 41, объем же цитоплазмы — менее чем в 4 раза (в том числе цитозоля — всего в 1.7 раза) (табл. 2).

В ходе роста клетки растяжением парциальный объем увеличивается только у хлоропластов, хотя это увеличение не столь велико, как на стадии деления клеток (табл. 1). Тем не менее возрастание абсолютной массы пластид на этой стадии имеет бóльшую величину по сравнению с митохондриями, но меньшую — по сравнению с пероксисомами (табл. 2). В закончившей рост клетке хлоропласты занимают 55 % объема цитоплазмы. Число же их в клетке, как и число пероксисом, не увеличивается (табл. 3), т. е. репликация этих органелл прекращается одновременно с прекращением деления палисадных клеток. Напротив, темп репликации митохондрий после прекращения деления клеток резко возрастает и число их в клетке увеличивается более чем в 3 раза. Возрастает и число диктиосом.

Величина отдельных пластид в период роста растяжением продолжает возрастать, но не в такой степени, как на предыдущей стадии. В зрелых хлоропластах, имеющих форму плосковыпуклой линзы, диаметр почти в 5 раз превышает толщину. Сильно, но все же в меньшей степени, чем на предыдущей стадии, возрастает величина пероксисом. Напротив, объем отдельных митохондрий и диктиосом если и увеличивается, то незначительно (табл. 4 и 5). Таким образом, рост индивидуальных пластид, митохондрий и пероксисом в большей степени происходит на стадии деления, чем на стадии растяжения.

В хлоропластах сильнее всего (в 13 раз) растет объем крахмальных зерен, по относительному объему в палисадных клетках зрелого листа они находятся на 3-м месте после стромы и гран (табл. 6 и 7). Хотя в результате этого доля стромы по сравнению с предыдущей стадией уменьшается, все же строма остается преобладающим компонентом хлоропласта, занимая половину его объема. Тилакоидная система (граны и межгранальные тилакоиды) занимает 30 % (табл. 6), причем в ней объем гранальных тилакоидов более чем в 4 раза превышает объем межгранальных. По сравнению с предыдущей стадией резко увеличилась высота гран (табл. II, *в* сравнить с табл. II, *б*), однако их диаметр и число на хлоропласт практически не изменились. Тилакоидная система утратила связь (через периферический ретикулум) с оболочкой пластид. В зрелых клетках впервые наблюдается заметное увеличение размера пластоглобул и резкое уменьшение их числа (табл. 8) при продолжающемся росте их общего объема (табл. 7). Периферический ретикулум не изменяется.

В митохондриях плотность распределения крист заметно не изменяется (табл. 9; табл. I, *в* сравнить с табл. I, *б*), однако общая поверхность внутренних митохондриальных мембран в клетке продолжает возрастать за счет увеличения объема хондриома и достигает в зрелых листьях максимального значения. Пероксисомы по-прежнему находятся в тесном контакте с хлоропластами, митохондриями и трубочками агранулярного ретикулума (табл. I, *д* сравнить с табл. I, *г*). Аппарат Гольджи (табл. I, *е—з*) и эндоплазматический ретикулум по качественным характеристикам заметно не изменяются. Микротрубочки не выявляются.

Толщина клеточных оболочек увеличилась и составляет в среднем 0.15 мкм. Структура их такая же, как на предыдущей стадии. Плазмодесмы простые, без центральной полости, чаще всего встречаются в стенке между 1-м и 2-м слоями палисадных клеток, реже всего — в утолщенной стенке, смежной с основными клетками эпидермы, в которой они располагаются в замыкающей пленке пор. По данным Russin и Evert (1985), частота встречаемости плазмодесм на 1 мкм длины среза оболочки у *P. deltoides* в США составляет 0.20 в стенке со 2 слоем палисады, 0.13 в латеральной стенке и 0.05 в стенке с эпидермой, что в переводе на 1 мкм^2 площади оболочки составит соответственно 1.82, 1.18 и 0.45. В расчете на площадь каждой стенки клетки и на оболочку всей клетки палисадного мезофилла санкт-петербургского экземпляра это будет 162 + 1048 + 20 = 1230 плазмодесм, т. е. приблизительно столько же, сколько было рассчитано для 1 клетки листового бугорка (1159) (Васильев, Муравник, 1997).

Обсуждение

Рост палисадных клеток происходит в основном за счет увеличения вакуолярного объема (сначала главным образом за счет слияния мелких вакуолей меристематических клеток в одну центральную, а затем путем разрастания последней). Объем вакуолей в клетке за период ее роста увеличивается в 59 раз, тогда как объем клетки — всего в 6. Это отражает одну из наиболее характерных особенностей клеток высшего растения — рост растяжением за счет поглощения воды в результате накопления осмотически активных веществ в вакуоли. В закончившей рост клетке палисадного мезофилла *P. deltoides* вакуоли занимают почти 50 % ее объема (на стадии заложения листа — менее 5 %). В то же время доля других компонентов клетки (особенно ядра и цитозоля), за исключением пластид и пероксисом, сокращается. Увеличение относительного и абсолютного объема пластид и пероксисом отражает специализацию клетки для фотосинтеза и фотодыхания, соответственно происходящих в этих органеллах.

Так, в ходе роста листа объем всех пластид в клетке увеличивается почти в 35 раз, пероксисом — в 44. Пластиды (хлоропласты) занимают в закончившей рост клетке 1/4 ее объема, превосходя все остальные цитоплазматические компоненты и ядро, вместе взятые. В то же время объем митохондрий увеличивается менее чем в 2.8 раза, цитозоля — в 1.7, а абсолютный объем ядра, эндоплазматического ретикулума, диктиосом и цитозоля существенно сокращается. Поскольку данные об изменении объема органелл на клетку в ходе развития листа для других растений отсутствуют, приходится сравнивать наши данные с информацией о динамике объема клеточных компонентов в ходе роста и зеленения семядолей при прорастании *Arabidopsis thaliana* (Mansfield, Briarty, 1996). При сравнении выявлены иные закономерности изменения объема. Так, у *A. thaliana* при увеличении объема клетки в 3 раза объем хлоропластов в 1 клетке увеличивается в 90 раз, вакуолей — всего в 6, пероксисом — в 4.7, зато митохондрий — в 5 раз, эндоплазматического ретикулума — в 2.4, диктиосом — в 3.8, цитозоля — в 2.3, ядра — в 2 раза.

Если сравнить полученные нами данные с имеющейся информацией о динамике парциального объема органелл клеток мезофилла на 7 стадиях роста хвоинок (4 стадии внутрипочечного роста и 3 — внепочечного) *Picea sibirica* (Ладанова, Тужилкина, 1992) и 3 стадиях внепочечного роста листьев *Helianthus annuus* (Fagerberg, 1984), то выявятся как сходство, так и различия между ними. Как и у тополя, у них увеличиваются вакуолизация, парциальный объем хлоропластов и степень развития тилакоидной системы в них, сокращается объем ядра. Однако у *Helianthus annuus* доля митохондрий и пероксисом в зрелых листьях существенно сокращается (с 3.4 до 1.2 и с 0.21 до 0.04 соответственно), у *Picea sibirica* доля митохондрий в течение первых 5 стадий сокращается, а на последних 2 (особенно на 7-й) возрастает, тогда как у *Populus deltoides* доля пероксисом увеличивается, а митохондрий — сохраняется стабильной.

По сравнению с другими растениями, у которых определялся парциальный объем компонентов клеток мезофилла зрелого листа (*Triticum*: Valles et al., 1984; *Hordeum*: Winter et al., 1993; *Helianthus*: Fagerberg, 1984; *Spinacia*: Winter et al., 1994; *Suaeda*: Hajibagheri et al., 1984; *Peperomia*: Gibeaut, Thomson, 1989), клетки тополя вакуолизированы слабее и содержат больше цитозоля и митохондрий, а также ядерного материала; относительный объем хлоропластов примерно одинаков. Лишь в клетках мезофилла суккулентных, с многослойной водоносной эпидермой листьев 2 видов *Peperomia* доля вакуолей значительно меньше (30 %), а хлоропластов и цитозоля — больше (38 и 28 % соответственно).

У *Populus deltoides* увеличение объема хлоропластов на клетку в ходе роста происходит исключительно за счет увеличения их размеров, но не числа. У других же исследованных растений (*Oenothera*: Bartels, 1964; *Solanum*: Мокроносов, Багаутдинова, 1974; Мокроносов, Некрасова, 1977; *Fraxinus*: Гамалей, Куликов, 1978; *Populus tremula*: Цельникер, Май, 1979; *Hordeum*: Кахнович и др., 1980; *Pisum*: Lamppa et al., 1980; DuBell, Mullet, 1995; *Spinacia*: Possingham, Lawrence, 1983; *Helianthus*: Fagerberg, 1984; *Triticum*: Dale, 1992; *Arabidopsis*: Pyke, Leech, 1992, 1994) подсчеты хлоропластов (в основном под световым микроскопом) показали увеличение как их числа, так и размеров. При этом, по данным некоторых авторов (Цельникер, Май, 1979; Scott, Possingham, 1983; Fagerberg, 1984), увеличение числа хлоропластов на клетку происходит в основном, если не исключительно, после прекращения клеточных делений (на этой стадии у *Populus deltoides* репликация пластид уже завершена). По нашему мнению, объяснение этих различий состоит в следующем. У перечисленных выше растений средний объем клетки мезофилла зрелых листьев (в тех случаях, когда он измерялся) был значительно выше, чем у *Populus deltoides*, а величина пластид во многих случаях — меньше. Известно (Мокроносов, Багаутдинова, 1974; Butterfass, 1980; Pyke, Leech, 1987, и др.), что имеется прямая зависимость между объемом клетки и числом хлоропластов и обратная — между числом и величиной пластид. У *P. deltoides* по сравнению с другими исследованными видами клетки зрелого палисадного мезофилла мелкие, а хлоропласты крупные и выстилают протопласт максимально плотно. Клетки апикальной меристемы *P. deltoides*, в том числе и клетки листовых бугорков, содержат больше пластид (44), чем клетки меристемы других изученных растений: *Epilobium* — 11 (Anton-Lamprecht, 1967), *Pisum* — 16 (Lyndon, Robertson, 1976), *Arabidopsis* — 14 (Pyke, Leech, 1992).

Особенностью роста хлоропластов клеток *Populus deltoides* является доминирующее наращивание тилакоидной системы (главным образом гран) и стромы — компонентов, в которых локализованы реакции фотосинтеза. При этом в ходе роста увеличиваются число и высота гран, а их диаметр и толщина тилакоидов остаются постоянными. Увеличение числа и высоты гран хлоропластов клеток мезофилла в ходе роста листа отмечено и для других растений (Гамалей, Куликов, 1978; Ладанова, Тужилкина, 1992). Количественные признаки структуры хлоропластов и объем пероксисом достигают максимальных значений в клетках мезофилла закончивших рост листьев. Интересно в связи с этими данными отметить, что у *Populus deltoides* по мере роста листа увеличиваются содержание хлорофилла, интенсивность фотосинтеза и циклического фотофосфорилирования, активность рибулезобифосфаткарбоксилазы (основного фермента стромы, ответственного за фиксацию углекислоты) и достигают максимальных значений также в закончивших рост листьях (Dickmann, 1971a, b). При этом в листьях на стадии деления клеток интенсивность фотосинтеза составляет 1/2 от максимальной, на стадии роста растяжением — 3/4. По степени развития тилакоидной системы (около 30 % объема хлоропластов) *Populus deltoides* близок к *Spinacia oleracea* (Winter et al., 1994) и ряду арктических травянистых растений (*Oxyria digyna*, виды *Ranunculus*: Мирославов и др., 1996), но существенно отличается от всех 8 листопадных и вечнозеленых видов сем. *Oleaceae*, для которых установлен значительно более высокий (45—58 %) парциальный объем тилакоидов (Гамалей, Куликов, 1978). Правда, *Populus deltoides* близок к 2 видам рода *Fraxinus* по большому числу и малому размеру гран.

Отличительной особенностью динамики органелл в ходе роста клеток палисадного мезофилла *Populus deltoides* является резкое (в 4 раза) уменьшение числа митохондрий на первых стадиях и столь же резкое увеличение его при завершении роста листьев. Таким образом, в отличие от хлоропластов основное число митохондрий появляется после прекращения клеточных делений, т. е. когда полностью прекращается репликация хлоропластов. Площадь поверхности внутренних мембран митохондрий в клетке в ходе ее роста прогрессивно возрастает и достигает максимума в зрелых листьях. Благодаря кристам площадь внутренних мембран в расчете на 1 митохондрию увеличивается: в клетках листовых бугорков и палисадного мезофилла листьев на стадии деления — в 3 раза; на 2 последующих стадиях — в 3.8 раза. Эти данные свидетельствуют о максимальной интенсивности дыхания палисадных клеток в этих листьях и, казалось бы, противоречат имеющейся информации о максимальной интенсивности дыхания в листьях на самых начальных этапах роста (Dickmann, 1971a; Azcón-Bieto et al., 1983; Lennon et al., 1995). Однако интенсивность дыхания пока рассчитывается не на 1 клетку, а на единицу площади или массы листа. Понятно, что в самом молодом, без межклетников листе число клеток и митохондрий в единице площади и массы максимальное, поэтому получаемые значения не могут отражать интенсивность дыхания 1 клетки или 1 митохондрии.

В отличие от хлоропластов и митохондрий пероксисомы у *P. deltoides* увеличиваются в числе в основном на стадии деления клеток, а после завершения делений репликация их прекращается. При этом величина прироста размера пероксисом в ходе роста листа остается более или менее постоянной. После прекращения делений, на стадии роста растяжением пероксисомы вступают в контакт с хлоропластами и, очевидно, клетки мезофилла приобретают способность к фотодыханию. На всех стадиях пероксисомы контактируют с мембранами ретикулярных элементов. Эти контакты обеспечивают перенос из ретикулума и встраивание в пероксисомную мембрану молекул фосфолипидов, обеспечивая рост этой мембраны. Как известно (Sauter, 1992; Cuezva et al., 1993), мембранные липиды пероксисом синтезируются эндоплазматическим ретикулумом.

Количественные и качественные характеристики аппарата Гольджи клеток мезофилла в ходе роста листа остаются довольно стабильными. Аппарат выглядит умеренно активным, образует транс-Гольджи ретикулум и продуцирует разнообразные типы секреторных пузырьков. Если его функцию в растущих клетках можно связать с синтезом полисахаридов матрикса клеточной оболочки, то в клетках зрелых листьев ее еще предстоит выяснить (возможно, это процессинг белков и полисахаридов, участвующих в обновлении компонентов цитозоля и оболочки).

Таким образом, различные типы органелл клеток палисадного мезофилла в ходе роста листа имеют разную динамику, отражающую функциональную специализацию ткани.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа тополя *Populus deltoides* в ходе жизненного цикла. III. Палисадный мезофилл в ходе осеннего старения листа // Цитология. 1997. Т. 39. № 9. С. 794—808.

Васильев А. Е., Муравник Л. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа *Populus deltoides* (*Salicaceae*) в ходе жизненного цикла. 1. Апикальная меристема побега // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 7. С. 1—17.

Гамалей Ю. В., Куликов Г. В. Развитие хлоренхимы листа. Л., 1978. 192 с.

Кахнович Л. В., Ходоренко Л. А., Петренко А. В. и др. Структурная организация листа как показатель его функциональной активности // Ботаника (Исследования). Минск, 1980. Вып. 22. С. 194—202.

Ладанова Н. В., Тужилкина В. В. Структурная организация и фотосинтетическая активность хвои ели сибирской. Сыктывкар, 1992. 96 с.

Мирославов Е. А., Вознесенская Е. В., Буболо Л. С. Структура хлоропластов северных растений в связи с адаптацией фотосинтетического аппарата к условиям Арктики // Физиол. раст. 1996. Т. 43. Вып. 3. С. 374—379.

Мокроносов А. Т., Багаутдинова Р. И. Динамика хлоропластов в листьях картофеля // Физиол. раст. 1974. Т. 21. Вып. 6. С. 1132—1138.

Мокроносов А. Т., Некрасова Г. Ф. Онтогенетический аспект фотосинтеза (на примере листа картофеля) // Физиол. раст. 1977. Т. 24. Вып. 3. С. 458—466.

Паутов А. А. Основные направления и закономерности преобразования структуры листа в эволюции тополей // Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1996. 45 с.

Цельникер Ю. Л., Май В. В. Процессы роста и фотосинтетическая активность листа осины *Populus tremula* // Физиол. раст. 1979. Т. 26. Вып. 5. С. 1062—1068.

Anton-Lamprecht I. Anzahl und Vermehrung der Zellorganellen in Scheitelmeristem von *Epilobium* // Ber. Dtsch Bot. Ges. 1967. Bd 80. Hf 11. S. 747—754.

Azcón-Bieto J., Lambers H., Day D. A. Respiratory properties of developing bean and pea leaves // Austral. J. Plant Physiol. 1983. Vol. 10. N 3. P. 237—245.

Bartels F. Plastidenzählungen bei *Epilobium hirsutum*. Zählungen in Zellen aus unterschiedlich differenzierten Geweben des Laubblattes // Planta. 1964. Bd 60. H. 5. S. 434—452.

Butterfass T. The continuity of plastids and the differentiation of plastid population // Chloroplasts. Results and problems in cell differentiation. Berlin etc., 1980. Vol. 10. P. 28—44.

Cuezva J. M., Flores A. I., Liras A. et al. Molecular chaperones and the biogenesis of mitochondria and peroxisomes // Biol. Cell. 1993. Vol. 77. N 1. P. 47—62.

Dale J. E. How do leaves grow? // BioScience. 1992. Vol. 42. N 6. P. 423—432.

Dickmann D. I. Photosynthesis and respiration by developing leaves of cottonwood (*Populus deltoides*) // Bot. Gaz. 1971a. Vol. 132. N 4. P. 253—259.

Dickmann D. I. Chlorophyll, ribulose-1.5-diphosphate carboxylase and Hill reaction activity in developing leaves of *Populus deltoides* // Plant Physiol. 1971b. Vol. 48. N 2. P. 143—145.

DuBell A. N., Mullet J. E. Continuous far-red light activates plastid DNA synthesis in pea leaves but not full cell enlargement or an increase in plastid number per cell // Plant Physiol. 1995. Vol. 109. N 1. P. 95—103.

Fagerberg W. R. Cytological changes in palisade cells of developing sunflower leaves // Protoplasma. 1984. Vol. 119. N 1—2. P. 21—30.

Gibeaut D. M., Thomson W. W. Stereology of the internal structures of leaves in *Peperomia obtusifolia* and *P. scandens* // Bot. Gaz. 1989. Vol. 150. N 2. P. 115—121.

Hajibagheri M. A., Hall J. L., Flowers T. J. Stereological analysis of leaf cells of the halophyte *Suaeda maritima* // J. Experim. Bot. 1984. Vol. 35. N 159. P. 1547—1557.

Lamppa G. K., Elliot L. V., Bendich A. J. Changes in chloroplast number during pea leaf development: an analysis of a protoplast population // Planta. 1980. Vol. 148. N 5. P. 437—443.

Lennon A. M., Pratt J., Leach G., Moore A. L. Developmental regulation of respiratory activity in pea leaves // Plant Physiol. 1995. Vol. 107. N 3. P. 925—933.

Lyndon R. F., Robertson E. S. The quantitative ultrastructure in the pea shoot apex in relation to leaf initiation // Protoplasma. 1976. Vol. 87. N 4. P. 387—402.

Mansfield S. G., Briarty L. G. The dynamics of seedling and cotyledon cell development in *Arabidopsis thaliana* during reserve mobilization // Intern. J. Plant Sci. 1996. Vol. 153. N 3. P. 280—293.

Possingham J. V., Lawrence M. E. Controls to plastid division // Internat Rev. Cytol. 1983. Vol. 84. P. 1—56.

Pyke K. A., Leech R. M. The control of chloroplast number in wheat mesophyll cells // Planta. 1987. Vol. 170. N 3. P. 416—420.

Pyke K. A., Leech R. M. Chloroplast division and expansion is radically altered by nuclear mutation in *Arabidopsis thaliana* // Plant Physiol. 1992. Vol. 99. N 3. P. 1005—1008.

Pyke K. A., Leech R. M. A genetic analysis of chloroplast division in *Arabidopsis thaliana* // Plant Physiol. 1994. Vol. 104. N 1. P. 201—204.

Russin W. A., Evert R. F. Studies on the leaf of *Populus deltoides* (*Salicaceae*): morphology and anatomy // Amer. J. Bot. 1984. Vol. 71. N 10. P. 1398—1415.

Russin W. A., Evert R. F. Studies on the leaf of *Populus deltoides* (*Salicaceae*): ultrastructure, plasmodesmatal frequency, and solute concentrations // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 72. N 8. P. 1232—1247.

Sauter C. Structure and biogenesis of glyoxysomes // Plant Gene Research. Cell Organelles. Wien; New York, 1992. P. 404—458.

Scott N. S., Possingham J. V. Changes in chloroplast DNA levels during growth of spinach leaves // J. Experim. Bot. 1983. Vol. 34. N 149. P. 1756—1767.

Valles K. L. M., Proudlove M. O., Williamson F. A. et al. Intracellular volume measurements of wheat-leaf mesophyll cells and protoplasts // Biochem. Soc. Transact. 1984. Vol. 12. N 5. P. 850—851.

Winter H., Robinson D. G., Heldt H. W. Subcellular volumes and metabolite concentrations in barley leaves // Planta. 1993. Vol. 192. N 2. P. 180—190.

Winter H., Robinson D. G., Heldt H. W. Subcellular volumes and metabolite concentrations in spinach leaves // Planta. 1994. Vol. 193. N 4. P. 530—535.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 23 I 1997

SUMMARY

Data on changes in quantitative parameters of palisade mesophyll cell components in leaves of cottonwood *Populus deltoides* at four anabolic stages (leaf initiation, cell division, cell expansion and growth completion) are given. It is found that different cell components show different dynamics. The vacuolar volume increases 54-fold, volume of peroxysomes — 44-fold, mitochondria — 2.8, cytosol — 1.7 and the volume of the endoplasmic reticulum and dictyosomes decreases. The per cell number of plastids decreases, that of peroxysomes increases at the stage 3, then remains stable, the number of mitochondria at first decreases, but during leaf maturation increases again though it does not reach initial value, the number of dictyosomes remains fairly stable. A palisade cell in fully expanded cottonwood leaf contains on average 18 chloroplasts (23 % of cell volume) with 135 grana and 200 plastoglobules in each, 102 mitochondria (2 %), 16 peroxysomes (0.5 %), 5 dictyosomes and 1230 plasmodesmata.

УДК 582.988 : 581.163 + 581.3

© А. С. Кашин, М. П. Чернышова

ЧАСТОТА АПОМИКСИСА В ПОПУЛЯЦИЯХ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *TARAXACUM* И *HIERACIUM* (*ASTERACEAE*)

A. S. KASHIN, M. P. CHERNISHOVA. THE FREQUENCY OF APOMIXIS POPULATIONS OF SOME *TARAXACUM* AND *HIERACIUM* SPECIES (*ASTERACEAE*)

Приведены результаты изучения частоты апомиксиса в популяциях ряда видов родов *Hieracium* и *Taraxacum*. Показана высокая степень соответствия между стерильностью пыльцы, частотой зародышевых мешков с признаками апомиктичного развития и частотой завязываемости семян в условиях беспыльцевого режима и при самоопылении. По мнению авторов, у автономных апомиктов наиболее прост и надежен способ определения частоты апомиксиса по завязываемости семян в условиях беспыльцевого режима. У аллогамных форм для этого достаточно вести подсчет частоты завязываемости семян в условиях режима самоопыления. Для сравнительного изучения предложены объекты, контрастные по способам семенного размножения и находящиеся в разной степени родства, вплоть до принадлежности к одному виду.

Физиологические, молекулярно-генетические и биохимические методы становятся все более доминирующими в исследовании агамоспермии у покрытосеменных. Значительное место они начинают занимать и при сравнительном изучении амфи- и апомиктичных систем семенного размножения в природных популяциях (Cruz et al., 1989; King, Schaal, 1990; Akhter et al., 1993; Chaboudez, 1994). Однако такого рода исследования возможны только при достаточно надежной, быстрой и простой идентификации способов семенного размножения растений и удачном выборе объектов исследования. В этой связи достойны особого внимания представители сем. *Asteraceae*. Во-первых, сама по себе агамоспермия здесь чрезвычайно широко представлена, во-вторых, это фактически единственное семейство покрытосеменных, в пределах которого распространены автономные формы апомиксиса (Грант, 1984), при которых без оплодотворения развивается не только зародыш, но и эндосперм. Это обстоятельство значительно упрощает и облегчает выявление частоты апомиксиса[1] в популяциях, делая возможным использование метода беспыльцевого режима. Заслуживает особого внимания и то, что у половых форм почти всех агамоспермных цветковых растений преобладает ауткроссинг (самонесовместимость) (Gustafsson, 1946, 1947). В ряде случаев это может еще более упростить идентификацию автономного апомиксиса, используя режим самоопыления.

В литературе имеются лишь отдельные сообщения о семенной продуктивности агамоспермных форм (Richards, 1970; Jenniskens et al., 1984; Rousi et al., 1985); неясна степень соответствия между данными о частоте апомиксиса, выявляемыми цитоэмбриологически, и теми, что выявляются по завязываемости семян.

Агамоспермные группы *Asteraceae* во флоре России таксономически исследованы слабо (Юксип, 1960; Цвелев, 1989), а вопросы репродуктивной биологии видов таких родов отечественной флоры освещены лишь фрагментарно. Популяционный уровень исследований остается фактически не затронутым. Правда, некоторые виды сем. *Asteraceae* были объектами изучения в рамках экспедиции Саратовского государственного университета (СГУ) по выявлению апомиктичных форм (Хохлов и др., 1978; Куприянов, 1989), но полученные данные носят весьма предположительный характер, так как сведений о дефектности пыльцы явно недостаточно для точной идентификации способа семенного размножения.

---

[1] Под частотой апомиксиса мы понимаем частоту завязываемости апомиктичных семян или процент зародышевых мешков с признаками апомиктичного развития.

Цель нашего исследования — на основе сравнительного изучения уровня стерильности пыльцы, частоты апомиксиса по числу зародышевых мешков с признаками апомиктичного развития и по завязываемости семян в природных популяциях ряда видов из родов *Taraxacum* Wigg. и *Hieracium* L. выявить степень соответствия между этими параметрами.

Материал и методика

В качестве объектов, позволяющих вести сравнительное изучение сходства и различий между амфи- и апомиктичными формами, изучали выборки растений из популяций *Taraxacum officinale* Wigg., *T. serotinum* (Waldst. et Kit.) Poir., *Hieracium umbellatum* L., *H. pilosella* L., *H. cymosum* L., *Hieracium* sp. sect. *Auriculina* (Fries.) G. Sch. и различные формы *H. echioides* Lumn. (табл. 1). Растения одних и тех же природных популяций, произрастающих в черте г. Саратова и в окр. с. Алексеевка Базарно-Карабулакского р-на Саратовской обл., исследовали в течение 1—3 лет.

Видовая принадлежность (табл. 1) определена Е. А. Киреевым (Ботанический сад СГУ) по доступным источникам (Юксип, 1960; Шишкин, 1964; Цвелев, 1989; Шляков, 1989а, б) на основе гербарных образцов, взятых из исследованных популяций. Положение видов в системе рода *Hieracium* дано по работе А. Я. Юксипа (1960). Как известно, виды обоих родов, особенно подрода *Pilosella* рода *Hieracium*, очень трудны для определения. По этой причине в отношении одной из форм нам пришлось ограничиться лишь определением принадлежности ее к секции *Auriculina*, в работе она фигурирует под названием *Hieracium* sp. sect. *Auriculina*. Различные формы в пределах одного таксономического вида не определялись до уровня микровида, им присваивался условный номер. Условный номер присвоен и каждой исследованной популяции (табл. 1). Популяции, имеющие одинаковое буквенное обозначение, но различающиеся цифровым номером, состоят из морфологически неразличимых особей (т. е. принадлежащих к одному таксономическому виду или микровиду), но пространственно удалены друг от друга и произрастают в различных экологических условиях (22а и 22ф — граница соснового бора и заливного луга; 33а и 33ф — опушка нагорного соснового бора). Популяции, различающиеся между собой буквенным обозначением, относятся к различным видам или микровидам. Гербарные образцы исследованных форм хранятся на кафедре генетики СГУ.

Таким образом, в данной работе представлен материал по исследованию популяций 2 видов различных секций рода *Taraxacum*; род *Hieracium* представлен 1 видом из подрода *Euhieracium* и 4 видами, относящимися к различным секциям подрода *Pilosella*. Из них таксономический вид *H. echioides* представлен 3 различными формами (вероятно, микровидами). В то же время у одного из микровидов *H. echioides* и у вида *H. pilosella* исследовано по 2 популяции, обитающие в контрастных экологических условиях.

Изучение популяций велось по 5 параметрам: 1) качество пыльцы; 2) частота зародышевых мешков с признаками апомиктичного развития; 3) число семян, образованных в условиях беспыльцевого режима; 4) то же при самоопылении; 5) то же при свободном цветении.

Для цитоэмбриологического анализа соцветия на стадии бутонизации краевых цветков перед самым цветением фиксировали в фиксаторе Чемберлена (Паушева, 1980). Качество пыльцы изучали по методике С. С. Хохлова с соавт. (1978). Препараты зародышевых мешков готовили по методике П. Г. Куприянова (1982) с использованием мацерирующего агента (цитазы) и микропрепаровальных игл. Материал окрашивали 2%-м кармином с предварительным протравливанием железо-аммоний-

ТАБЛИЦА 1

Видовая принадлежность и плоидность растений исследованных популяций

Род	*Taraxacum* Wigg.		*Hieracium* L				
Подрод			*Euhieracium* Torr. et Gray	*Pilosella* Tausch.			
Секция	*Taraxacum*	*Spuria* (DC.) Hand.-Hazz.	*Umbellata* Fries	*Echinina* N. P.	*Pilosellina* N. P.	*Auriculina* N. P.	*Cymosina* N. P.
Подсекция	*Cymnophylla* Hand.-Mazz.		*Eu-umbellata* Juxip.	*Echioidea* Juxip.	*Pilosella* Juxip.		*Cymosa* Juxip.
Вид	*Taraxacum officinale* Wigg.	*Taraxacum serotinum* (Waldst. et Kit.) Poir.	*Hieracium umbellatum* L.	*Hieracium echioides* Lumn.	*Hieracium pilosella* L.	*Hieracium* sp. (?)	*Hieracium cymosum* L.
Условный номер популяции	15	13	42	22ж, 22к, 22ф, 33ф	22а, 33а	22г	22и
Плоидность	$3n=24$	Данных нет	$2n=18$	$5n=45$ (22ж, к) $2n=18$ (22ф, 33ф)	$6n=54$	$5n=45$	$5n=45$

ными квасцами. При этом в качестве маркерных признаков апомиксиса использовали развитие зародыша и(или) эндосперма в неоплодотворенном зародышевом мешке.

Уровень плоидности растений (табл. 1) определяли при подсчете числа хромосом в клетках корневых меристем на давленых препаратах. Материал окрашивали 4%-м ацетогематоксилином с предварительной обработкой 8-оксихинолином.

Для анализа завязываемости семян в условиях беспыльцевого режима кастрированные соцветия помещали под пергаментные изоляторы, под которыми они находились до полного созревания семян. Кастрацию (удаление пыльников до их вскрытия) осуществляли до цветения краевых цветков срезанием верхней части соцветия на уровне перехода завязи в венчик цветка. Для контроля завязываемости семян при самоопылении часть некастрированных соцветий до цветения краевых цветков помещали под пергаментные изоляторы, под которыми они находились до полного созревания семян. Процент завязываемости апомиктичных семян в соцветии определяли относительно среднего числа цветков в соцветии. Среднее число цветков в соцветии при этом определяли по результатам подсчета числа цветков в 30 соцветиях каждой исследованной популяции. При определении каждого из параметров в популяции в среднем исследовали 30 соцветий. Среднее число зародышевых мешков, исследованных в популяции, — 600 шт.

Результаты и их обсуждение

Анализ качества пыльцы (табл. 2) показал, что популяции *Taraxacum officinale*, *Hieracium pilosella*, *H. cymosum*, *H. echioides* (22к), *H.* sp. sect. *Auriculina* характеризуются высоким уровнем стерильной пыльцы в цветках соцветий — не ниже 42.84±6.25 % (*T. officinale*). У одного из видов *Hieracium* (*H.* sp. sect. *Auriculina*) в цветках всех изученных соцветий пыльца полностью отсутствовала. Почти в половине соцветий отсутствовала пыльца и у *H. cymosum* (табл. 2). В соцветиях популяций перечисленных видов фертильные пыльцевые зерна значительно различались по размеру и количеству пор. Поэтому, независимо от этих признаков, нормальными пыльцевыми зернами считали пыльцевые зерна с выполненной цитоплазмой, скульптурированные, с наличием апертур (рис. 1, *1—4*). К дефектным относили пыльцевые зерна уменьшенных размеров без цитоплазмы или с остатками ее, деформированные, без поверхностной скульптуры (рис. 1, *5—8*). У растений исследованных популяций *H. umbellatum* и *H. echioides* (33ф) степень дефектности пыльцы была достоверно (при P = 0.001) ниже, чем в 1-й группе популяций (9.46±4.02 и 14.44±4.97 % соответственно) (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Качество пыльцы у растений исследованных выборок

Виды	Пыльцевые зерна, шт.			Стерильность, %
	всего	нормальных	стерильных	
Taraxacum officinale	2063	1417	646	42.84±6.25
Hieracium umbellatum *	2500	2354	146	9.46±4.02
H. pilosella	2194	1085	1109	50.56±6.16
H. sp. sect. *Auriculina* **	?	?	?	100.00±0
H. echioides (22к)	2100	1127	973	46.35±5.76
H. echioides (33ф) ***	3000	2711	289	14.44±4.97
H. cymosum ****	1300	1083	217	69.94±6.80

Примечание. Отмечено отсутствие пыльцы: * в 1 соцветии, ** во всех соцветиях, *** в 2 соцветиях, **** в 13 соцветиях.

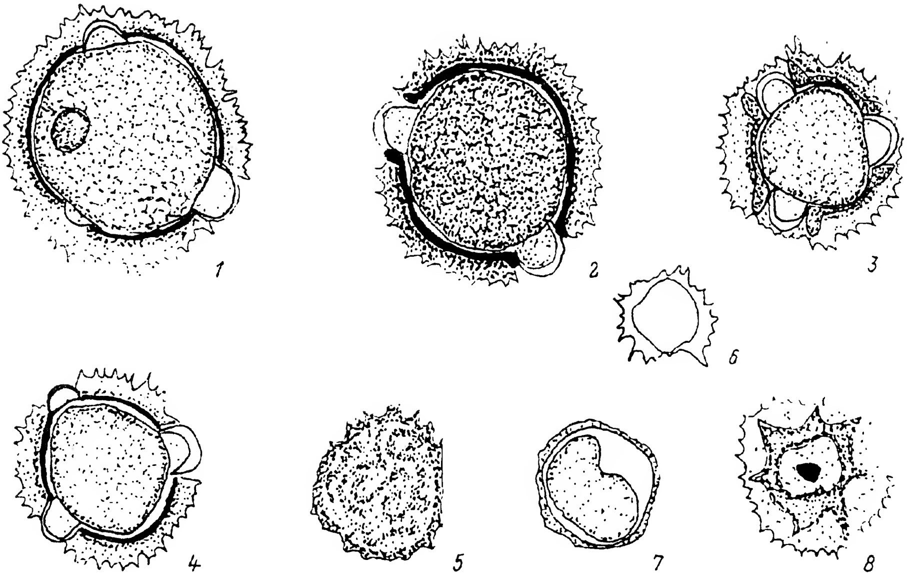


Рис. 1. Пыльцевые зерна *Hieracium pilosella*.

1—4 — нормальные, *5—8* — стерильные.

По частоте зародышевых мешков с признаками апомиксиса (табл. 3) популяции также разделились на 2 группы. К 1-й группе (35.9±6.68—60.99±9.67 %) относились популяции *Taraxacum officinale*, *Hieracium pilosella*, *H.* sp. sect. *Auriculina*, *H. echioides* (22к), *H. cymosum*. В большинстве случаев первой к развитию приступала яйцеклетка, либо на момент фиксации к развитию были индуцированы яйцеклетка и центральная клетка. Реже первой приступала к развитию центральная клетка (рис. 2). У растений 2-й группы видов (*Taraxacum serotinum*, *H. umbellatum*, *H. echioides* (33ф)) число зародышевых мешков с признаками апомиксиса не превышало 0.54—0.91 %. При этом у *H. umbellatum* данные достоверно не различались при анализе по 2-м годам наблюдений (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Частота зародышевых мешков с признаками апомиксиса в исследованных популяциях *Taraxacum* и *Hieracium*

Виды	Зародышевые мешки				
	всего, шт	из них с признаками апомиксиса, %			
		всего	зар.	энд.	зар.+энд.
Taraxacum officinale	621	42.66±6.06	8.34	3.61	28.62
T. serotinum	1159	0.54±0.69	0.17	0.26	0.09
Hieracium umbellatum (1993 г.)	887	0.74±0.70	0.74	0	0
H. umbellatum (1995 г.)	501	0.91±0.30	0.61	0.30	0
H. pilosella	615	56.21±4.16	29.52	5.13	22.43
H. sp. sect. *Auriculina*	317	60.99±5.36	13.85	13.43	34.47
H. echioides (22к)	418	35.39±3.45	21.68	10.31	8.21
H. echioides (33ф)	790	0.90±0.40	0.65	0.25	0
H. cymosum	310	50.90±4.14	14.97	3.66	17.70

Примечание. зар. — зародыш; энд. — эндосперм.

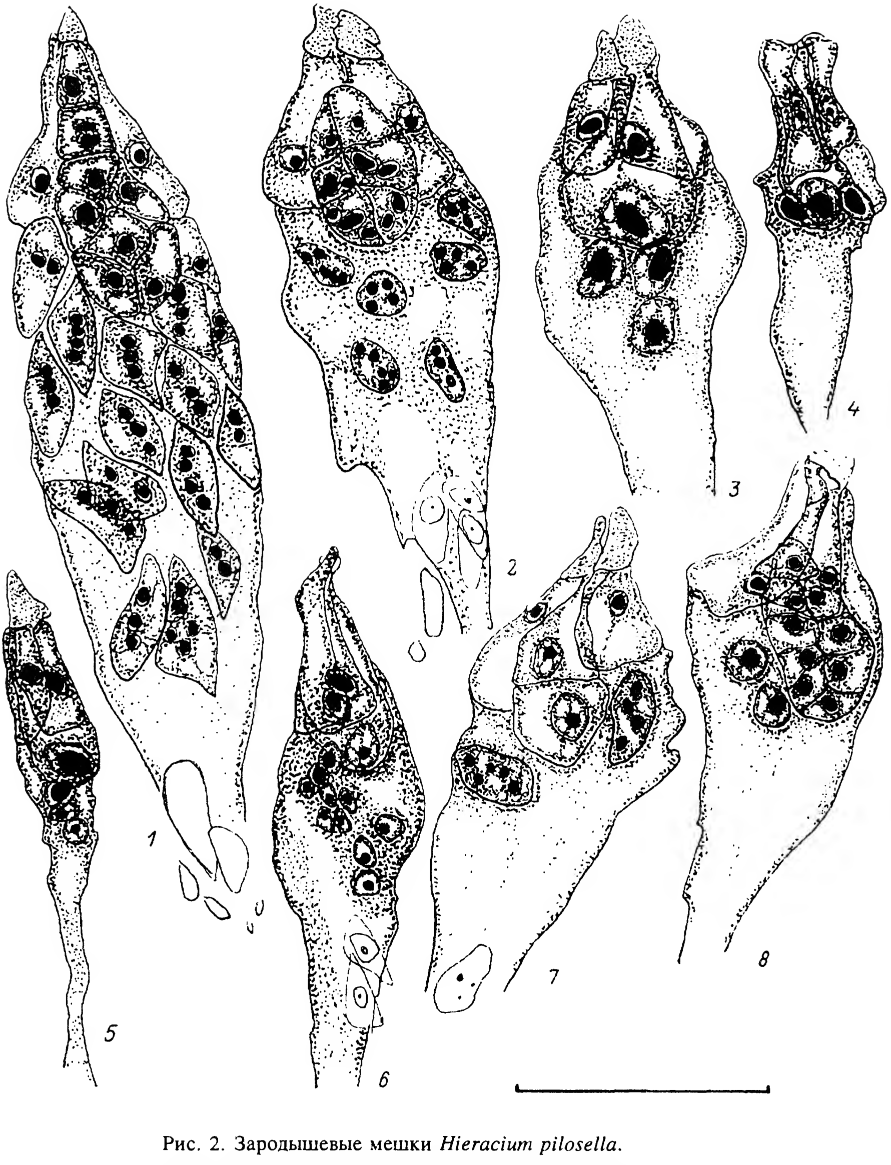


Рис. 2. Зародышевые мешки *Hieracium pilosella.*

1, 2 — с развивающимися без оплодотворения проэмбрио и эндоспермом; *3, 5, 6* — с развивающимся без оплодотворения эндоспермом; *4* — без признаков апомиктичного развития; *7, 8* — с развивающимся без оплодотворения проэмбрио. Масштабная линейка — 0.08 мм.

Характерно, что среди растений из популяций 1-й группы отмечена высокая завязываемость жизнеспособных семян в условиях беспыльцевого режима (57.9—100.0 %) (табл. 4). Во всех популяциях частота завязываемости семян в условиях беспыльцевого режима и при самоопылении достоверно (в большинстве случаев при P = 0.001) не различались. Это говорит в пользу того, что для определения частоты апомиксиса у данных форм достаточно проводить учет завязываемости семян в условиях самоопыления и полностью исключить операцию кастрации цветков в соцветии.

Для видов рода *Taraxacum* предложены критерии, в соответствии с которыми при частоте завязываемости семян в условиях самоопыления на уровне 20—80 % (чаще

ТАБЛИЦА 4

Частота апомиксиса в исследованных популяциях *Taraxacum* и *Hieracium* по осемененности при беспыльцевом режиме и в условиях самоопыления

Виды	Завязываемость семян в соцветиях				
	самоопыление		беспыльцевой режим		
	число семян, шт.*	% от числа цветков	число семян, шт.*	% от числа цветков	% от числа самоопыленных
Taraxacum officinale	172.7±8.3	81.45	170.2±11.2	80.30	98.59
*Hieracium umbellatum***	0	0	0	0	
H. pilosella	95.0±4.3	71.97	82.5±4.6	62.50	86.84
H. sp. sect. *Auriculina*	27.4±2.3	60.80	25.9±3.7	57.90	94.66
H. echioides (22ж)	Нет данных		82.5±3.6	93.22	
H. echioides (22к)	Нет данных		70.5±4.5	100.00	
H. echioides (22ф)**	0	0	0	0	
H. echioides (33ф) **	0	0	0	0	
H. cymosum	Нет данных		23.3±0.9	77.90	

Примечание. * Доверительные интервалы даны при P = 0.001. **Апомиктичных семян нет, отмечено наличие невыполненных партенокарпических семянок при среднем их числе в соцветии у *H. unbellatum* — 40.4±2.7, а у *H. echioides* — 41.7±4.8.

всего около 65 %) форма относится к факультативно агамоспермной, при частоте завязываемости, близкой к 0 %, — к сексуальной, а при частоте завязываемости выше 80 % — к облигатно агамоспермной (Richards, 1970; Rousi et al., 1985). По другим данным, даже при частоте завязываемости семян при самоопылении на уровне 85—90 % можно относить форму к факультативно агамоспермной (Jenniskens et al., 1984). Если распространить эти критерии и на виды рода *Hieracium*, то в соответствии с ними исследованные нами популяции *Taraxacum officinale*, *Hieracium pilosella*, *H.* sp. sect. *Auriculina* и *H. cymosum* следует отнести к факультативно агамоспермным (частота завязываемости апомиктичных семян — 57.9—80.3 %), а *H. echioides* (22ж, 22к) — к облигатно агамоспермным формам (частота завязываемости апомиктичных семян — 93.2—100.0 % от числа цветков в соцветии).

У растений 2-й группы видов образования апомиктичных семян не отмечено. Завязавшиеся в соцветиях *H. umbellatum* (40.4±2.7 %) и *H. echioides* (22ф и 33ф) (41.7±4.8 %) невыполненные семянки оказались партенокарпическими. При эмбриологическом контроле в таких плодах обнаруживали дегенерированный зародышевый мешок, окруженный разросшимся интегументальным тапетумом. Следовательно, популяции *H. echioides* (22ф, 33ф) и *H. umbellatum* однозначно следует отнести к облигатно сексуальным формам.

Частота апомиксиса, выявленная цитоэмбриологически у форм с факультативной или облигатной агамоспермией, оказалась существенно ниже (на 27—65 %) той, что обнаружена по завязываемости семян. Частоты, определенные двумя способами, совпали только в популяциях *H. pilosella* и *H.* sp. sect. *Auriculina* (рис. 3). Вероятно, на момент фиксации соцветий (стадия бутона) еще далеко не во всех потенциально способных зародышевых мешках зародыш и(или) эндосперм индуцируются к апомиктичному развитию. Для большей точности цитоэмбриологического определения частоты апомиксиса необходима фиксация материала намного позже начала цветения при обеспечении условий беспыльцевого режима. Однако, как показывают результаты наших экспериментов, цитоэмбриологический анализ частоты агамоспермии у представителей сем. *Asteraceae* совершенно излишен; в подобного рода работах гораздо проще без ущерба для точности получаемых результатов и при несравнимо меньшей

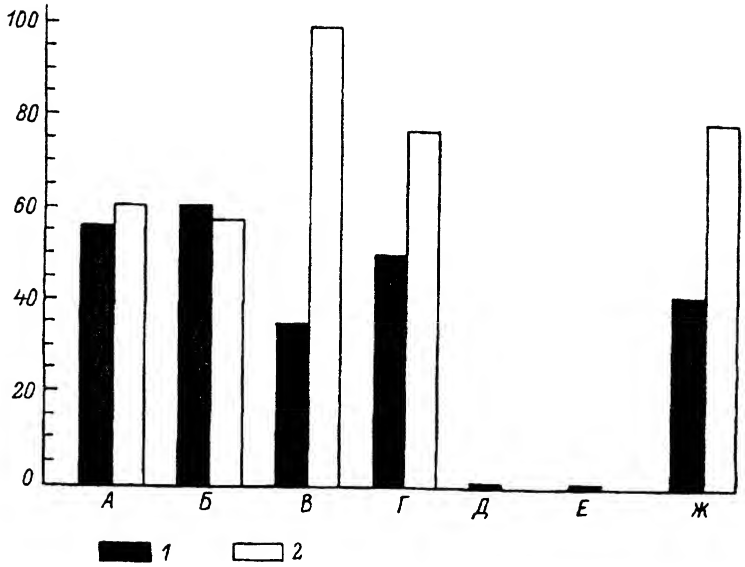


Рис. 3. Частота зародышевых мешков с признаками апомиктичного развития (*1*) и завязываемости семян при беспыльцевом режиме (*2*) в популяциях *Hieracium* и *Taraxacum*.

А — *Hieracium pilosella*, *Б* — *H.* sp. sect. *Auriculina*, *В* — *H. echioides* (22 к), *Г* — *H. cymosum*, *Д* — *H. umbellatum*, *Е* — *H. echioides* (33 ф), *Ж* — *Taraxacum officinale*. По оси ординат — частота апомиксиса, %.

трудоемкости ограничиваться контролем завязываемости семян в условиях беспыльцевого режима.

Частоты завязываемости семян при беспыльцевом режиме и при самоопылении достоверно не различаются (табл. 4; рис. 4). Таким образом, у аллогамных форм можно без ущерба для точности ограничиться определением частоты апомиксиса по завязываемости семян в условиях самоопыления. Тем более что у представителей *Asteraceae* при кастрации легко повредить завязи у части цветков при удалении пыльников.

Популяции 1-й и 2-й групп по всем изученным показателям достоверно различаются при Р = 0.001 (табл. 1—3; рис. 3, 4). Ни в одном случае ни одна из популяций, по результатам исследования, не могла быть отнесена к группе с альтернативным выражением того или другого параметра. В большинстве случаев не различались достоверно и данные, полученные по одному и тому же параметру в одних и тех же популяциях в различные годы наблюдений (рис. 4).

При сравнении завязываемости семянок у двух форм (*H. pilosella* и *H. echioides* (33ф)) в условиях беспыльцевого режима, при самоопылении и при свободном цветении выявлено, что в условиях свободного цветения завязываемость семянок возрастает на 30—40 % (рис. 4). При этом в популяции *H. pilosella* в условиях беспыльцевого режима или самоопыления апомиктичные семена завязывались с частотой около 80 %. Эти данные являются дополнительным свидетельством в пользу того, что форма относится к факультативно агамоспермной. В популяции *H. echioides* (33ф) обнаружены партенокарпические семянки с частотой завязываемости около 40 %.

Используемая методика и время фиксации материала не позволяют определенно судить о происхождении мегагаметофитов в цветках исследованных популяций. Однако литературные данные свидетельствуют о том, что в пределах рода *Taraxacum* имеет место только одна форма гаметофитного апомиксиса, а именно диплоспория (Gustafsson, 1932, 1946, 1947; Richards, 1970), в то время как в подроде *Pilosella* рода *Hieracium* — только апоспория (Rosenberg, 1907; Skalinska, 1967; Gadella, 1984). В исследованных популяциях все формы ястребинок (кроме одной) относятся к

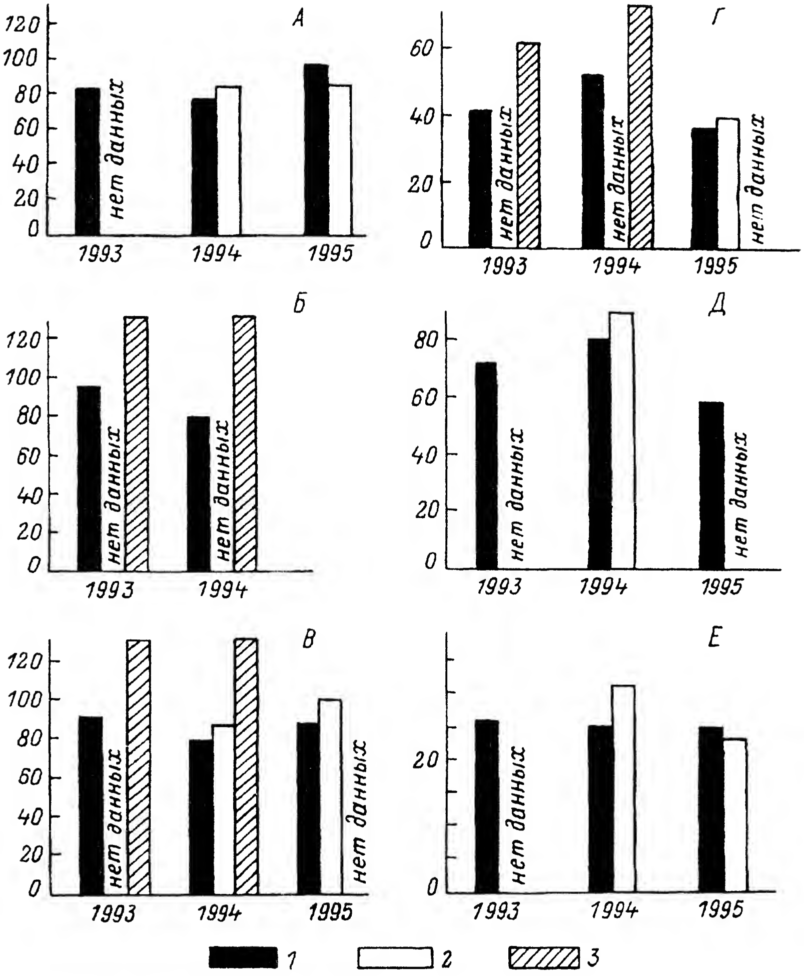


Рис. 4. Число семян в соцветиях, завязавшихся в условиях беспыльцевого режима (*1*), при самоопылении (*2*) и при свободном цветении (*3*) у растений из популяции *Hieracium*.

Виды: *А* — *H. pilosella* (22 а), *Б* — *H. pilosella* (33 а), *В* — *H. pilosella* (22 а + 33 а), *Г* — *H. echioides* (33 ф), *Д* — *H. echioides* (22 к), *Е* — *H.* sp. sect. *Auriculina*. По оси ординат — среднее число семян в соцветии, шт.

данному подроду. Следовательно, с большой долей вероятности можно полагать, что исследовались диплоспорическая форма *Taraxacum officinale* и апоспорические формы из подрода *Pilosella* рода *Hieracium*. *H.umbellatum* относится к подроду *Euhieracium*, в пределах которого известна только диплоспория (Gustafsson, 1946, 1947; Nygren, 1954). Но в отношении данного вида можно однозначно говорить о том, что исследовалась половая форма, так как развитие отмечено менее чем в 1 % зародышевых мешков, а семена при беспыльцевом режиме не завязывались (табл. 3).

Выводы

Для сравнительных исследований можно использовать в качестве апомиктичных объектов растения популяций *Taraxacum officinale*, *Hieracium pilosella*, *H. echioides* (22ж, к), *H. cymosum* и *H.* sp. sect. *Auriculina*. Напротив, в качестве объектов с амфимиктичным размножением целесообразно использовать растения популяций

Taraxacum serotinum, *Hieracium umbellatum* и *H. echioides* (33ф). В исследованных популяциях выявлена высокая степень соответствия частоты зародышевых мешков с признаками апомиктичного развития и частоты завязываемости семян в условиях беспыльцевого режима и при самоопылении. Это свидетельствует о том, что в тех группах растений, которым свойствен автономный апомиксис (многие роды сем. *Asteraceae*), для определения частоты апомиксиса достаточно изучения завязываемости семян в условиях беспыльцевого режима. Особенно привлекательной с точки зрения минимизации затрат на определение частоты автономного апомиксиса в популяции аллогамных видов выглядит возможность использования для этой цели режима самоопыления.

Среди исследованных популяций, вероятно, особый интерес представляют популяции форм 22к и 33ф (окр. с. Алексеевка Базарно-Карабулакского р-на), относящихся к одному таксономическому виду *H. echioides*, расположенные всего в 5—7 км одна от другой, но контрастные по занимаемым экологическим нишам и способам семенного размножения. Растения популяции 33ф при этом размножаются преимущественно сексуально, в то время как растения популяции 22к — преимущественно апомиктично.

Выбранные объекты с контрастными формами семенного размножения дают возможность сравнительного анализа межродовых, межподродовых, межсекционных, межвидовых и внутривидовых различий.

Настоящая работа частично выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 97-04-49032).

Авторы благодарны Е. А. Кирееву за помощь в определении видовой принадлежности исследованных форм.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грант В. Видообразование у растений. М., 1984. 528 с.

Куприянов П. Г. Способ приготовления препаратов зародышевых мешков. А. С. № 919636 // Бюл. изобр. 1982. № 14. С. 7.

Куприянов П. Г. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. Саратов, 1989. 160 с.

Паушева А. Г. Практикум по цитологии растений. М., 1980. 304 с.

Хохлов С. С., Зайцева М. И., Куприянов П. Г. Выявление апомиктичных растений во флоре цветковых растений СССР. Саратов, 1978. 224 с.

Цвелев Н. Н. Одуванчик — *Taraxacum* Wigg. // Флора европейской части СССР. Л., 1989. Т. 8. С. 61—114.

Шишкин Б. К. Одуванчик — *Taraxacum* Wigg. // Флора СССР. М.; Л., 1964. Т. 29. С. 405—560.

Шляков Р. Н. Ястребинка — *Hieracium* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1989а. Т. 8. С. 140—300.

Шляков Р. Н. Ястребиночка — *Pilosella* Hill. // Там же. 1989б. С. 300—377.

Юксип А. Я. Род *Hieracium* L. // Флора СССР. М.; Л., 1960. Т. 30. С. 9—698.

Akhter S., Morita T., Yoshida Y. Clonal diversity in the agamospermous polyploids of *Taraxacum hondoense* in Northern Honshu, Japan // J. Plant Res. 1993. Vol. 106. P. 167—179.

Chaboudez P. Pattern of clonal variation in skeleton weed (*Chondrilla juncea*), an apomictic species // Austral. J. Bot. 1994. Vol. 42. N 3. P. 283—295.

Cruz R., Miles J. W., Roca W., Ramirez H. Apomixis and sexuality in *Brachiaria*. I. Biochemical studies // Cuban. J. Agric. Sci. 1989. Vol. 23. N 3. P. 317—321.

Gadella Th. W. J. Cytology and reproduction of *Hieracium* subgenus *Pilosella* // Proc. Kon. Ned. Acad. Wet. Ser. 1984. C87. N 4. P. 379—399.

Gustafsson A. Zytologische und experimentelle Studien in der Gattung *Taraxacum* // Hereditas. 1932. T. 16. S. 41—62.

Gustafsson A. Apomixis in higher plants. Pt I—III // Lunds. univ. Arsskrift. 1946. Vol. 42. S. 1—68; 1947. Vol. 43. S. 69—370.

Jenniskens M.-J. P. J., Wetzels P., Sterk A. A. Aspects of the flowering ecology of taxa of *Taraxacum* // Bot. Jahrb. Syst. 1984. Vol. 104. P. 369—400.

King L. M., Schaal B. A. Genotypic variation within asexual lineages of *Taraxacum officinale* // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1990. Vol. 87. P. 998—1002.

Nygren A. Apomixis in the angiosperms // Bot. Rev. 1954. Vol. 20. P. 577—649.

Richards A. J. Eutriploid facultative agamospermy in *Taraxacum* // New Phytol. 1970. Vol. 69. P. 761—774.

Rosenberg O. Cytological studies on the apogamy in *Hieracium* // Bot. Tidsskr. 1907. Vol. 28. P. 143—170.

Rousi A., Huttunen H., Hyrkas-Lyytikainen K. Chromosome and reproductive behavior of Finnish *Taraxacum* agamospecies // Nord. J. Bot. 1985. Vol. 5. N 2. P. 127—141.

Skalinska M. Cytological analysis of some *Hieracium* species, subgen. *Pilosella*, from mountains of southern Poland // Acta Biol. Krakow. 1967. Vol. 10. P. 127—141.

Саратовский государственный
университет им. Н. Г. Чернышевского

Получено 2 IV 1996

SUMMARY

The results of apomixis frequency examination in populations of some species from genera *Hieracium* and *Taraxacum* are given. The high degree of concordance among pollen sterility, frequency of embryo sacs with apomixis characters and seed setting frequency was demonstrated. In the author's opinion, the examination of seed setting in pollen-less regime is sufficient to determine the apomixis frequency in autonomous apomixis (many genera of the *Asteraceae*). In allogamic forms it is sufficient to count seed setting frequency under conditions of self-pollination regime. Plants with contrasting modes of reproduction and with different degree of affinities were suggested for comparative investigation. Populations (22ж, 22к) of *Hieracium* echioides can be used as the example of obligatory apomicts and populations of *T. officinale*, *H. pilosella*, *H. cymosum* and *H.* sp. sect. *Auriculina* as facultative apomicts. Populations of *T. serotinum*, *H. ubellatum*, *H. echioides* (33ф) can be used as amphimicts. Of special interest are 22к and 33ф populations of *H. echioides* occuping contrusting ecological niches and growing 5—7 km apart. Individuals of 33ф population reproduce sexually, while those of 22к population do it mainly apomictically.

ТОМ 82 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1997, № 9

УДК 581.9(479.25)

© А. А. Сагателян

КЛАССИФИКАЦИЯ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ ФЛОРЫ АРМЕНИИ

A. A. SAGHATHELJAN. CLASSIFICATION OF GEOGRAPHICAL ELEMENTS OF THE FLORA OF ARMENIA

В результате 10-летнего изучения конфигураций ареалов видов флоры Армении разработана схема их классификации, определено количество видов всей флоры (3313) и каждого геоэлемента в отдельности. Дана характеристика области распространения, а также ценологии и экологии каждого геоэлемента. Выявлен комплексный характер флоры республики и преобладание в ее южной (бóльшей) части переднеазиатских видов, а также принадлежность ее северных флористических районов к Кавказской провинции.

Армения — сильно пересеченная горная страна с колебаниями высотных отметок от 200 до 4000 м над ур. м., занимающая площадь около 35 000 км². По ее территории проходят границы флористических провинций и даже субдоминионов, поэтому разработка, возможно, более детальной системы классификации географических элементов флоры Армении представлялась нам особенно важной. Эта классификация базируется на принципах и методе Р. В. Камелина (1973) и на классификации ареалов видов флоры Мегринского р-на Армении (Сагателян, 1981, 1983), несколько видоизмененной и расширенной. Во флоре республики насчитывается 3313 видов сосудистых растений, относящихся к 823 родам и 130 семействам. После детального ознакомления с конфигурацией их ареалов они сгруппированы в 54 географических элемента.

Геоэлемент мы определяем как совокупность видов, обладающих сходным общим распространением, тип ареала — как конфигурацию ареала данного геоэлемента, хорион — как любую единицу флористической (хориономической) системы.

Первое обоснованное фактическим материалом ботанико-географическое районирование Кавказа дано Н. И. Кузнецовым (1909). В основном оно было принято большинством последующих авторов. Весь Кавказ поделен Кузнецовым на 19 провинций, и, поскольку в основу районирования положен характер растительного покрова, выделяются 4 растительные области: альпийская, лесная, степная и нагорноксерофильная. В схеме необоснованно выделялись альпийские провинции (что делали и предшественники: Кеппен, 1885; Липский, 1899; Медведев, 1915, и др.) и преувеличивалась роль Нагорного Дагестана как ксерофильного центра, равнозначного Армянскому (а последний не отделялся от Иранского). Тем не менее она имела огромное прогрессивное значение для своего времени.

Следующий шаг вперед — флористическое районирование А. А. Гроссгейма и Д. И. Сосновского (Гроссгейм, 1924; Гроссгейм, Сосновский, 1927). Авторы этой схемы отказались от выделения альпийских провинций, сократили число провинций на Кавказе до 9 и впервые установили округа, а в них — горные пояса. Армянский ксерофильный центр Кузнецова расчленен на 2 — Иранский и Армянский. Устанавливается Переходная провинция Малого Кавказа, частично соответствующая провинции SS-K (леса сомхето-карабахские) Н. И. Кузнецова.

Позднее А. Л. Тахтаджян (1941) установил на Кавказе Понто-Гирканскую провинцию, разделяемую на 6 подпровинций. Они группируются в 2 серии: 1) провинции реликтовых третичных лесов; 2) провинции обедненных третичных лесов. Относимая к Голарктической области Понто-Гирканская провинция на юге граничит с Иранской провинцией Древнего Средиземья. Южная граница Кавказской провинции проводится по территории Мегринского р-на.

А. К. Магакьян (1941, 1947) четко разграничил Армянскую и Иранскую провинции, отодвинув на север южную границу Кавказской провинции. В это же время А. Г. Долухановым и М. Ф. Сахокия (1941) впервые для Закавказья была предпринята попытка геоботанического районирования. Авторы установили 3 основных типа поясности в Закавказье: колхидский, восточнозакавказский и переднеазиатский. Растительный покров Закавказья расчленен на 11 макроландшафтов. Макроландшафты расчленяются на мезоландшафты—микроландшафты—комплексы. Макроландшафты приблизительно соответствуют типам растительности в нашем понимании.

В работе В. Б. Сочавы (1948) о географических связях растительного покрова бывшего СССР вся территория страны поделена на геоботанические узлы и геоботанические поля. Весь Кавказ отнесен им к Кавказскому геоботаническому узлу, который характеризуется сплетением геоботанических структур, различных по экологическому типу, флорогенезу, ценогенезу и возрасту. Но наряду с этим сплетением В. Б. Сочава признает наличие на Кавказе двух независимых комплексов: древнего гумидного (с двумя центрами: колхидским и гирканским) и древнего аридного (переднеазиатского). Кавказский узел был поделен автором на 6 провинций. Территория Армении, вероятно, рассматривалась в составе Армянской аридной провинции.

В своей последней схеме ботанического районирования Кавказа Гроссгейм (1948) упразднил Переходную провинцию Малого Кавказа и (поскольку основное флорогенетическое ядро ее является кавказским, но к нему присоединяются многочисленные переднеазиатские наслоения) целиком перенес ее в состав Кавказской провинции.

Противоположную точку зрения высказал Тахтаджян (1972) в ботанико-географическом очерке Араратской котловины: бóльшая часть территории Армении относится в нем к Армено-Иранской провинции, описываются границы этой провинции и характеризуется флора Атропатенской подпровинции.

Следующая схема ботанико-географического районирования была предложена Р. И. Гагнидзе (Гагнидзе, 1974; Гагнидзе, Иванишвили, 1975). На Кавказе выделяется 11 провинций, из которых новой является Восточнозакавказская провинция. Этот хорион выделялся ранее только Долухановым (1966). Выделенная нами группа видов с восточнозакавказским (восточнокавказским) типом ареала (Сагателян, 1981, 1994) подтверждает возможность установления этого хориона, ранг которого, однако, должен быть ниже провинциального. Эвксинскую провинцию В. П. Малеева (1938) Гагнидзе относит к Субсредиземноморской подобласти Макаронезийско-Средиземноморской области (Meusel et al., 1965), отнесение же к ней территории Большого Кавказа спорно.

В основу излагаемой далее системы классификации ареалов флоры Армении положены следующие взгляды на районирование Кавказа (Сагателян, 1994). Союз доминионов Голарктики (Камелин, 1973) делится на 3 доминиона: Бореальный (с одной областью в Старом Свете — Циркумбореальной), Катазийский или Сино-Гималайский (соответствует Восточноазиатской области А. Л. Тахтаджяна) и Древнесредиземноморский. Доминион Древнего Средиземья включает 2 субдоминиона: Субсредиземноморский и собственно Древнесредиземноморский. Субсредиземноморский субдоминион включает 2 области: 1) Субсредиземноморскую в узком смысле по H. Meusel с соавт. (1965); к ней относится Эвксинская провинция; 2) Евроазиатскую степную область в понимании Е. М. Лавренко (1950). Кавказская провинция относится к Циркумбореальной области. Древнесредиземноморский субдоминион полностью совпадает в границах с одноименным подцарством Голарктического царства хориономической системы Тахтаджяна (1978) и представлен 5 областями той же системы. Центральноазиатскую подобласть Ирано-Туранской области мы принимаем в понимании Е. М. Лавренко и Р. В. Камелина, т. е. сюда относятся собственно пустынные территории. Поэтому виды с центром тяжести ареала в Переднеазиатской подобласти, доходящие на востоке до Джунгарской, Кашгарско-Восточнотяньшаньской и Алтай-Саурской переходных горных провинций, отнесены к переднеазиатскому типу ареала. Границы Переднеазиатской подобласти на востоке хорошо очерчиваются Пригималайским хорионом М. Г. Попова (1963). Переднеазиатская подобласть делится на 2 группы провинций: Горносреднеазиатско-Ирано-Анатолийскую группу горных провинций и Турано-Месопотамо-Иранскую группу пустынных провинций. На территории Закавказья представлена Западнотуранская подпровинция Туранской провинции группы пустынных провинций. А бо́льшая часть Армении относится к Армено-Атропатено-Загросской провинции группы горных провинций Передней Азии.

Схема классификации географических элементов флоры Армении

1. *Плюрирегиональный* — 58 видов.
2. *(Южно)палеарктико-палеотропический* — 32 вида.
3. *Голарктический* — 84 вида.
4. *Бореальный* — 44 вида.
5. *Евро-сибирский* — 126 видов.
6. *Европейский* — 150 видов.
7. *Палеарктический* — 102 вида.
8. *Западнопалеарктический* — 74 вида.
9. *Аркто-монтанный* — 18 видов.
10. *Понтическо-древнесредиземноморский* — 178 видов.
11. *Субсредиземноморский* — 62 вида.
12. *Евро-средиземноморский* — 75 видов.
13. *Евро-древнесредиземноморский* — 20 видов.
14. *Евро-средиземноморско-переднеазиатский* — 84 вида.
15. *Малоазийско-кавказский* — 83 вида.
16. *Балкано-малоазийско-кавказский* — 20 видов.
17. *Кавказский* — 195 видов.
18. *Малокавказский* — 73 вида.
19. *Восточнокавказский* — 73 вида.
20. *Колхидско-кавказский* — 34 вида.
21. *Эвксинский* — 43 вида.
22. *Эвксино-гирканский* — 34 вида.
23. *Гирканский* — 22 вида.
24. *Древнесредиземноморский* — 47 видов.
25. *Древнесредиземноморско-катазийский* — 15 видов.
26. *Средиземноморско-западнопереднеазиатский* — 69 видов.
27. *Восточносредиземноморско-западнопереднеазиатский* — 101 вид.
28. *Средиземноморско-переднеазиатский* — 72 вида.
29. *Восточносредиземноморско-переднеазиатский* — 36 видов.
30. *Ирано-Туранский* — 49 видов.
31. *Переднеазиатский* — 213 видов.
32. *Среднеазиатско-иранский* — 46 видов.
33. *Ирано-анатолийский* — 30 видов.
34. *Армено-иранский* — 45 видов.
35. *Иранский* — 94 вида.
36. *Атропатенский* — 138 видов.

37. *Североатропатенский* — 66 видов.
38. *Восточнокавказско-атропатенский* — 27 видов.
39. *Армянский* — 103 вида.
40. *Армено-атропатенский* — 88 видов.
41. *Армено-атропатено-курдо-загросский* — 17 видов.
42. *Атропатено-курдо-загросский* — 29 видов.
43. *Атропатено-хорасанский* — 5 видов.
44. *Анатолийско-армянский* — 10 видов.
45. *Анатолийско-атропатенский* — 36 видов.
46. *Анатолийско-атропатено-курдо-загросский* — 27 видов.
47. *Туранский* — 17 видов.
48. *Туран-циркумгирканский* — 24 вида.
49. *Туран-армено-иранский* — 13 видов.
50. *Месопотамо-иранский* — 13 видов.
51. *Эндемичный* — 113 видов.
52. *Дизъюнктивный* — 41 вид.
53. *Заносный* — 21 вид.
54. *С неустановленным типом ареала* — 24 вида, ареал которых по тем или иным причинам не определяется.

Геоэлементы флоры Армении, их количественное соотношение и эколого-ценотическое содержание

1. Плюрирегиональный (58 видов). Объединяет виды с обширным ареалом по крайней мере в 3 флористических царствах. В этой же группе находятся 5 субтропических видов (с ареалом в субтропических зонах обоих полушарий) и 8 тропико-субтропических (с ареалом в тропиках и субтропиках обоих полушарий). К плюрирегиональному геоэлементу относятся рудеральные, сегетальные и гидрофильные виды (*Potamogeton nodosus*,[1] *Abutilon theophrastii*, *Euphorbia helioscopia*).

2. (Южно)палеарктико-палеотропический (32 вида). Объединяет виды с ареалом в субтропических регионах Старого Света и в Палеотрописе; 26 видов этого геоэлемента охватывают ареалом южную часть Древнего Средиземья и значительную часть Палеотропического царства флоры (древнесредиземноморско-палеотропические виды). К южнопалеарктико-палеотропическому геоэлементу относятся главным образом злаки, которые вообще обладают широким ареалом (*Eragrostis pilosa*, *Imperata cylindrica*), пустынные и тугайные виды, заходящие на север из Палеотрописа (*Capparis spinosa*, *Citrullus colocynthus*, *Plantago ovata*), водные (*Typha australis*, *Alisma plantago-aquatica*), отдельные представители тропических семейств (*Epilobium hirsutum*, *Verbena officinalis*).

3. Голарктический (84 вида). Охватывает весь или почти весь Союз доминионов Голарктики. 3 вида из этой группы отсутствуют в Восточной Сибири и Восточной Азии (*Potamogeton lucens*), 2 вида заходят в Неотропическое царство (*Triglochin maritimum*). Среди видов этого геоэлемента преобладают мезофиты, гигрофиты и гидрофиты (*Limosella aquatica*, *Salvinia natans*), а также сорные (*Urtica dioica*, *Chenopodium rubrum*), луговые (*Koeleria cristata*, *Poa pratensis*), ряд хвощей и папоротников (*Cystopteris fragilis*, 3 вида рода *Asplenium*).

4. Бореальный (44 вида). Объединяет виды с центром тяжести ареала в Бореальном доминионе, лишь южным краем ареала заходящие на отдельные участки Древнего Средиземья. В этой группе исключительно мезофильные виды: лесные (*Galium*

---

[1] Номенклатура приводится по сводке С. К. Черепанова (1981).

uliginosum, *Valeriana officinalis*), болотные (*Vaccinium uliginosum*), водные (*Potamogeton praelongus*), виды рода *Carex*.

5. Евро-сибирский (126 видов). Охватывает Бореальный доминион Голарктики в пределах Старого Света. 46 видов этой группы ограничены в распространении евро-западносибирскими территориями, 23 вида — неморальные (*Carex vulpina*, *Padus racemosa*), 3 вида — сибирские. Большинство видов этого геоэлемента являются обитателями лесных и послелесных ценозов (*Salix caprea*, *Daphne mezereum*, *Geranium sylvaticum*), меньшинство составляют лесостепные (*Filipendula ulmaria*) и неморально-понтические (*Lithospermum officinale*) виды.

6. Европейский (150 видов). Охватывает Европу (иногда Северную Анатолию) и, частично, Кавказ. На востоке доходит до Урала или Зауралья. Из числа вошедших сюда видов 10 характерны для Центральноевропейской и 11 — для Центральноевропейской и Восточноевропейской провинций. Виды этого геоэлемента в Армении произрастают в лесных, луговых и лугостепных ценозах (*Acer platanoides*, *Scabiosa columbaria*, *Salvia verticillata*, *Lathyrus hirsutus*).

7. Палеарктический (102 вида). Охватывает умеренные и субтропические (иногда северные) области Голарктики в пределах Старого Света. 2 вида этой группы видов ограничены в своем распространении восточной половиной Палеарктики. Этот геоэлемент включает в себя в основном сорно-рудеральные (*Tribulus terrestris*, *Melilotus officinale*, *Lactuca seriola*), луговые и лугостепные (*Potentilla recta*, *Trifolium pratense*, *Hypericum perforatum*), а также некоторые водные (*Nuphar lutea*, *Ceratophyllum demersum*) виды.

8. Западнопалеарктический (74 вида). Охватывает западную половину территории предыдущего типа ареала на восток до Урала и Кавказа. К данному геоэлементу относятся многие виды лесных, послелесных и луговых ценозов европейского происхождения (*Polygonatum verticillatum*, *Lathyrus sylvestris*, *Tilia cordata*, *Fragaria vesca*, *Prunella vulgaris*), целый ряд сорно-рудеральных видов (*Melilotus officinalis*, *Myosotis micrantha*, *Plantago lanceolata*, *Atriplex hastata*), несколько видов осок послелесных и нарушенных местообитаний (*Carex caryophyllacea*).

9. Аркто-монтанный (18 видов). Включает в себя виды с дизъюнктивным ареалом в Арктике и высокогорьях Голарктики. К ним относятся высокогорные, чаще альпийские, луговые и болотные мезофиты и гигрофиты (*Cerastium cerastoides*, *Aster alpinus*, *Carex atrata*, *Poa alpina*).

10. Понтическо-древнесредиземноморский (178 видов). Объединяет виды с ареалом, охватывающим всю Евро-Азиатскую Степную область или отдельные ее провинции и большую часть или только восточную половину Древнесредиземноморского доминиона. Виды этого геоэлемента на Кавказе приурочены к степям и ксерофильным флороценотипам переднеазиатской фратрии формаций. Среди них гораздо меньше видов, распространенных по всей Степной области и всему Древнему Средиземью, чем видов понтическо-древнесредиземноморских (*Nigella sativa*), паннонско-понтических (*Ranunculus illiricus*), сарматских (*Medicago caerulea*), а также видов, заходящих в субсредиземноморскую область (*Lathyrus tuberosa*), понтическо-переднеазиатских (*Gagea bulbifera*), паннонских (*Puccinelia limosa*) и др.

11. Субсредиземноморский (62 вида). Объединяет виды с ареалом в собственно Субсредиземноморской области (Meusel et al., 1965) или в Субсредиземноморской и Понтической (Лавренко, 1950) областях, т. е. по территории всего Субсредиземноморского доминиона в нашем понимании, или его части. Из них собственно субсредиземноморских видов, т. е. приуроченных к горам Южной Европы, — 35; видов же, далеко заходящих из этой территории в Понтическую область, — 27. Среди видов с субсредиземноморским типом ареала преобладают компоненты шибляка

(*Ligustrum vulgare*, *Lonicera caprifolium*, *Vitis sylvestris*), субальпийских стлаников (*Juniperus hemisphaerica*), альпийские луговые виды (*Aster amellus*, *Rumex alpinus*, *Myosotis alpestris*), немало видов степных (*Stipa tirsa*, *Echinops sphaerocephalus*), а также лесных (*Cornus mas*, *Staphylea pinnata*, *Euonymus latifolia*, последний вид имеет эксклавы в Марокко и Алжире). Виды шибляка с таким типом ареала характерны для наименее ксерофитизированных его группировок.

12. Евро-средиземноморский (75 видов). Объединяет виды с ареалом, охватывающим умеренную Европу и Северосредиземноморские страны. По ценологии близок к предыдущему геоэлементу. 8 видов этой группы имеют центр тяжести ареала в южноевропейских странах, 4 вида заходят в Понтическую область. Евро-средиземноморским типом ареала обладают субтропические реликтовые лесные виды во флоре Армении (*Taxus baccata*, *Tamus communis*), многие орхидные (*Orchis mascula*, *Cephalanthera rubra*), луговые (*Cerinthe minor*, *Lotus tenuis*, *Lolium perenne*), реже петрофильные (*Parietaria officinalis*) и сорные (*Heliotropium europaeum*).

13. Евро-древнесредиземноморский (20 видов). Объединяет виды с ареалом, охватывающим умеренную Европу и большую часть Древнего Средиземья. Большинство из них — древнесредиземноморские сорняки с вторичным расселением в Европе (*Ranunculus arvense*, *Portulaca oleracea*, *Galium verum*), виды фриганоидов и шибляка (*Alyssum desertorum*, *Valerianella coronata*). К этому же геоэлементу отнесено 5 видов с субсредиземноморско-древнесредиземноморским распространением (*Anisantha tectorum*, *Setaria verticillata*, *Scirpus supinus* и др.) и 3 вида, доходящих до Восточноазиатского субдоминиона (*Bromopsis japonica*, *Viscum album*, *Scirpus mucronatus*).

14. Евро-средиземноморско-переднеазиатский (84 вида). Охватывает Атлантическо-Европейскую и Среднеевропейскую провинции, Средиземноморскую область и Переднеазиатскую подобласть хориономической системы Тахтаджяна (1978). Сюда относятся виды, ценотически близкие видам предыдущего геоэлемента: сорные (*Nigella arvensis*, *Adonis aestivalis*), виды шибляка и арчевников (*Cerasus mahaleb*, *Rhus coriaria*, *Bryonia alba*).

15. Малоазийско-кавказский (83 вида). Охватывает Анатолийское, Армянское (частично) и Закавказское (чаще его юго-западные и южные части) нагорья. Большинство видов произрастает на альпийских и субальпийских лугах (*Sibbaldia parviflora*, *Aconitum orientale*, *Vicia alpestris*), а также в высокогорных и среднегорных лугах и лесах (*Merendera trigyna*, *Carum caucasicum*, *Sorbus dualis*, *Malus orientalis*). В это число вошли и 39 горных видов, обладающих более узким малоазийско-малокавказским ареалом (*Silene dianthoides*, *Salvia verbascifolia*, *Gentiana gelida*).

16. Балкано-малоазийско-кавказский (20 видов). Охватывает территорию предыдущего типа ареала и Балканский п-ов. Виды этого геоэлемента тяготеют к нижним поясам гор, к группировкам фриганоидов-арчевников (*Crataegus orientalis*, *Polygala anatolica*, *Galium coronatum*).

17. Кавказский (195 видов). Охватывает хребты и нагорья Большого и Малого Кавказа с частыми иррадиациями в зарубежные части Армянского нагорья, реже в северный Иран. Сюда же отнесены крымско-кавказские и евкавказские виды. Большинство кавказских видов встречается в среднегорно-высокогорных группировках неморальной фратрии формаций. Они составляют костяк флоры субальпийского высокотравья (*Anemone fascicularis*, *Astrantia maxima*), альпийских болот (*Caltha polypetala*), лугов и ковров (*Minuartia imbricata*, *Vicia alpestris*, *Koeleria albovii*) и высокогорных дубовых лесов (*Quercus macranthera*, *Sorbus caucasica*, *Primula ruprechtii*). Многие виды произрастают в высокогорных и среднегорных арчевниках (*Juniperus oblonga*, *Trifolium trichocephalus*), дубняках (*Tilia caucasia*, *Rhamnus spathulifolia*) и на горных лугах (*Betonica macrantha*, *Vicia balansae*). К этому же геоэлементу отнесено 22 горных кавказско-армянских вида (*Allium albidum*, *Dianthus*

cretaceus, *Betonica macrantha*) и 10 евкавказских по генезису, но расселившихся по Кавказскому перешейку видов (*Pseudovesicaria digitata*, *Polygala alpicola*, *Muscari pallens*).

18. Малокавказский (73 вида). Охватывает Закавказское нагорье, т. е. систему северных и северо-восточных хребтов Малого Кавказа, север и северо-восток Армянского вулканического нагорья и окружающие его на юго-западе Приараксинские хребты. Большинство видов данного геоэлемента приурочено к среднегорьям, высокогорьям и субальпам. Они участвуют в группировках лугов (*Papaver orientale*, *Cephalaria armeniaca*, *Tanacetum sericeum*, *Colchicum szovitsii*), лесов (*Swida iberica*, *Sorbus roopiana*), скал (*Cotoneaster saxatilis*, *Isatis brachycarpa*), арчевников и шибляка (*Muscari sosnowskii*, *Erysimum leptophyllum*).

19. Восточнокавказский (73 вида). Охватывает восточную оконечность Большого Кавказа (Дагестан) и восточную часть Закавказского нагорья (к востоку и к югу от долины р. Храми). Виды этого геоэлемента иллюстрируют своим ареалом Кавказскую диагональ (Сагателян, 1994): от Дагестана на юго-запад до Карского плоскогорья. Кавказская диагональ отделяет область влияния субсредиземноморской (в нашем понимании) флоры об области влияния переднеазиатской флоры на Кавказском перешейке. К восточнокавказскому типу ареала отнесены иберийские, сомхетские и албанские по происхождению виды. К этому геоэлементу относятся в основном виды среднегорий и низкогорий, участвующие или, нередко, доминирующие, в группировках (часто — контактных) шибляка, арчевников, восточноэвксинских дубняков, петрофитона, степей и фриганоидов (*Dianthus raddeanus*, *Acer ibericum*, *Quercus longipes*, *Colutea orientalis*, *Rhamnus depressa*, *Genista transcaucasica*, *Jurinea elegans*, *Carpinus shushaensis*, *Myosotis heteropoda*, *Matthiola odoratissima*). К этому геоэлементу отнесены субэндемики отдельных округов: иберийские (*Astragalus brachycarpus*, *Rubus cartalinicus*) и джавахетские (*Alchemilla georgica*, *Thlaspi freinii*).

20. Колхидско-кавказский (34 вида). Оъединяет виды с ареалом, охватывающим Колхидский (иногда и Лазистанский) округа Эвксинской провинции и Кавказскую провинцию. Территория этого типа ареала приближена к территории Эвксинской провинции в понимании В. П. Малеева (1938). К этому геоэлементу относятся мезофильные генетически колхидские виды (*Daphne glomerata*, *Rhododendron caucasicum* — эдификаторы субальпийских кустарниковых группировок); высокогорные, альпийские и субальпийские луговые виды (*Pedicularis wilchelmsii*, *Primula amoena*, *Potentilla foliosa*, *Cephalaria gigantea*), а также лесные (*Hedera caucasigena*).

21. Эвксинский (43 вида). Объединяет виды с ареалом в Эвксинской провинции в понимании Малеева (1938) или в какой-либо ее подпровинции, чаще Колхидской или Лазистанской. Экология как у предыдущего типа ареала; все виды мезофильные и относятся к флоре Гинкго. Преобладают лесные, луговые и скальные виды среднего и особенно верхних поясов гор (*Acer trautvetteri*, *Sorbus subfusca*, *Myosotis amoena*, *Helleborus caucasicus*, *Draba hispida*).

22. Эвксино-гирканский (34 вида). Объединяет виды с ареалом в Эвксинской и Гирканской провинциях и в ряде промежуточных районов Закавказья, где сохранились реликтовые понто-гирканские группировки. Большинство видов — седнегорные и низкогорные лесные и шибляковые (*Lonicera caucasica*, *Clinopodium umbrosum*, *Dactylorhisa flavescens*, *Trigonella calliceras*), высокогорные и альпийские луговые (*Cirsium obvallatum*, *Colchicum speciosum*, *Carex oligantha*), среднегорные виды влажных лугов (*Myosotis propinqua*) и лесных опушек (*Teucrium hyrcanicum*), реже скальные (*Sedum gracile*).

23. Гирканский (22 вида). Охватывает Гирканскую мезофильную лесную провинцию и эксклавы гирканской флоры в Каспийском Дагестане, на севере Азербайджана (бассейн р. Самур и др.), а также в Карабахе и горах южной Армении (Цавская

реликтовая тугайная платановая роща). Все виды этого геоэлемента мезофильные, реликтовые во флоре Армении. Преобладают лесные (*Tilia begoniifolia*, *Acer hyrcanum*, *Digitalis nervosa*). На влажных каменистых экотопах встречаются *Allium paradoxum*, *Iris imbricata*; в шибляке — *Trigonella calliceras*, *Bromus briziformis*; по верхней опушке леса — *Corydalis angustifolius*.

24. Древнесредиземноморский (47 видов). Охватывает Древнесредиземноморский доминион Союза доминионов Голарктики, т. е. территорию от Испании и Макаронезии (на западе) до Гоби и Западных Гималаев (на востоке). Сюда же включены 14 восточнодревнесредиземноморских видов с ареалом от стран Ближнего Востока до Гоби и Западных Гималаев (*Ephedra procera*, *Atraphaxis spinosa* — эдификаторы формаций фриганоидов; реликтовый *Carex divisa*). Почти все древнесредиземноморские виды приурочены к нижним поясам гор, в их числе *Paliurus spina-christi* — эдификатор шибляка, характерные виды фриганоидов и шибляка (*Arnebia decumbens*, *Lappula spinocarpos*), тугаев (*Erianthus ravennae*, 2 вида рода *Tamarix*, *Ficus carica*), пустынь (*Eurotia ceratoides*, *Halocnemum strobilaceum*, *Peganum harmala*), скал (*Callipeltis cucullaris*, *Cheilanthes persica*, *C. maranthae*).

25. Древнесредиземноморско-катазийский (15 видов). Объединяет виды с обширным ареалом, охватывающим Древнесредиземноморский (или Субсредиземноморский s. l.) и Катазийский доминионы или отдельные их участки. К этому геоэлементу относятся реликтовые виды (*Carex pseudofoetida*, *Zizyphus jujuba*), эдификатор фриганоидов *Bothriocloa ischaemum*, прибрежный вид *Typha laxmannii* и др.

26. Средиземноморско-западнопереднеазиатский (69 видов). Объединяет виды с центром тяжести ареала в Средиземноморской области, т. е. от Испании и Марокко до Анатолии, Курдо-Загроса и Кавказа, иногда до Копетдага. В их числе 3 атлантическо-средиземноморских вида (*Juncus maritimus*). Виды этого геоэлемента проникают в Закавказье из Средиземноморской области по низкогорьям Северной Анатолии и гор системы Тавра и Курдистана. Во флоре Армении участвуют в группировках фриганоидов и шибляка, реже степей и арчевников (*Lolium multiflorum*, *Campanula erinus*, *Asphodeline lutea*, *Asterolinon linum-stellatum*, *Pisum elatius*).

27. Восточносредиземноморско-западнопереднеазиатский (101 вид). Охватывает Восточносредиземноморскую провинцию (Тахтаджян, 1978), внешнюю Анатолию и иногда Южный Крым; эксклавами представлен вплоть до юго-западного побережья Каспия. К этому геоэлементу относятся эдификаторы формаций шибляка (*Quercus boissieri*, *Pyrus syriaca*), арчевников (*Juniperus foetidissima*), реликтовых тугаев (*Platanus orientalis*). Высотный диапазон встречаемости видов данного геоэлемента в Армении шире и выше, чем у предыдущего геоэлемента. Здесь и лесные виды (*Polygonatum orientale*, *Vicia truncatula*), и виды арчевников, шибляка (*Smilax excelsa*, *Galium cordatum*, *Melica taurica*), и гидрофильный альпийский вид *Caltha polypetala*.

28. Средиземноморско-переднеазиатский (72 вида). Охватывает территорию предыдущего типа ареала и далее на восток до Прибалхашья, Центрального Тянь-Шаня и Западных Гималаев. К этому геоэлементу относятся виды, характерные для арчевников, шибляка, фриганоидов, степей, трагакантников, петрофитона. Они играют существенную роль в образовании травяного покрова названных ксерофильных флороценотипов. Это виды родов *Avena*, *Medicago*, *Trifolium*, *Vicia*, однолетние *Astragalus*, *Aegilops*, по 2 вида из родов *Silene*, *Lathyrus*, *Chamaesyce*, *Linum*, *Erodium*, *Salvia*, *Vulpia*.

29. Восточносредиземноморско-переднеазиатский (36 видов). Охватывает восточную половину Средиземноморской области и Переднеазиатский хорион, т. е. территорию от Эгейского побережья Греции или Адриатического побережья Италии до Горной Средней Азии. Из них 7 видов — восточносредиземноморско-эвксиногирканские реликтовые (*Mespilus germanica*, *Fagus orientalis*, *Periploca graeca*).

Таким ареалом обладают травянистые растения, ценотически сходные с видами предыдущего геоэлемента (*Trigonella tenuis*, *Bromus danthoniae*, *Centaurea iberica*, *Pterocephalus plumosus*).

30. Ирано-туранский (49 видов). Объединяет виды с ареалом по всей Ирано-Туранской области, т. е. от Центральной Анатолии и севера Синая до пустыни Гоби и Западных Гималаев. Большинство ирано-туранских видов участвуют в ксерофильных флороценотипах: пустынях (*Suaeda heterophylla*), фриганоидах (*Nonea caspica*), тугаях (*Lycium ruthenicum*), шибляке (*Celtis caucasica*). В их числе 9 типично пустынных видов и 2 вида южных ирано-туранских пустынь (*Atriplex olivieri*, *Polygonum paronychioides*). 9 видов распространено по восточной половине Ирано-Турана (*Calamintha debilis*).

31. Переднеазиатский (213 видов). Объединяет виды с ареалом в Переднеазиатской подобласти Ирано-Туранской области, нередко доходящим до Восточного Средиземья, т. е. от Балкан и Сирии до горной Средней Азии, Турана и западного Пакистана. Внутри этого типа ареала мы выделяем следующие подтипы: восточнопереднеазиатский — охватывает ареалом Среднюю Азию, Иран, на западе до Закавказья и Курдо-Загросских гор; центральнопереднеазиатский — Кавказ, Иранское и Армянское нагорья; западнопереднеазиатский — от Балкан и Сирии на восток до Копетдага; пригималайско-иранский в понимании Попова; горносреднеазиатско-восточнокавказский охватывает ареалом Горносреднеазиатскую провинцию (в понимании Р. В. Камелина) и Закавказское нагорье к востоку и к югу от Кавказской диагонали. 65 переднеазиатских видов ограничено в распространении западной половиной Передней Азии (до Копетдага и Афганистана), 26 видов охватывают ареалом центральные части Передней Азии, 13 видов пригималайско-иранских (*Carex orbicularis*, *Achnatherum caragana*). Подавляющее большинство переднеазиатских видов тяготеет к мезоксерофильным и ксерофильным флороценотипам закавказско-переднеазиатской фратрии формаций. Здесь эдификаторы фриганоидов (*Rhamnus pallasii*, *Asperula glomerata*), шибляка (*Pistacia mutica*, *Celtis glabrata*), пустынь (*Calligonum polygonoides*, *Reaumuria hypericoides*), арчевников (*Juniperus polycarpos*), тугаев (*Morus alba*, *Lycium depressum*), высокогорных дубняков (*Quercus macranthera*), трагакантников (*Onobrychis cornuta*, *Eremostachys laciniata*).

32. Среднеазиатско-иранский (46 видов). Охватывает всю или только горную Среднюю Азию (иногда и Алтай), все Иранское нагорье или только его участки (на юге до Белуджистана и Фарса). Сюда же отнесены 17 видов с горносреднеазиатско-армено-иранским ареалом (*Bupleurum exaltatum*, *Sonchus transcaspicus*) и 11 — горносреднеазиатско-восточнокавказских, в основном фриганоидных (*Carthamus oxyacanthus*) видов и видов шибляка (*Cotoneaster multiflorus*).

33. Ирано-анатолийский (30 видов). Охватывает Анатолийское, Армянское и Иранское нагорья и окружающие их горные хребты, т. е. представленные здесь горные провинции группы горных провинций Передней Азии. Большинство видов этого геоэлемента — фриганоидные (*Tragopogon collinus*, *Eremostachys moluccelloides*), виды трагакантников (*Silene spergulifolia*, *Stachys lavandulifolia*) и горнолуговые (*Hordeum violaceum*, *Draba huetii*).

34. Армено-иранский (45 видов). Объединяет виды с ареалом, простирающимся по территории всех горных провинций Армено-Ирана, т. е. охватывающим горные территории от Анатолийской диагонали (Davis, 1965) до Копетдага и Южного Афганистана. Сюда же отнесены и восточнокавказско-армено-иранские виды, доходящие на севере до Кавказской диагонали. Все виды этого геоэлемента приурочены к ксерофитным группировкам закавказско-переднеазиатской фратрии формаций: шибляка (*Delphinium cyphoplectrum*), трагакантников (*Astragalus aureus*), ксерохазмофитона (*Salvia limbata*), фриганоидов (*Onosma microcarpa*), а также к пустыням (*Prangos uloptera*, *Scabiosa persica*).

35. Иранский (94 вида). Охватывает Иранское нагорье с окаймляющими его горными системами, т. е. территорию от Атропатены и Курдо-Загроса на западе до Копетдага, Афганистана и северо-западного Пакистана на востоке; от южного макросклона Эльбурса и Южного Закавказья на севере до границы с палеотропическими пустынями на юге Ирана. Почти все виды этого типа ареала приурочены к флороценотипам предгорий; фриганоидам (*Acanthophyllum squarrosum*, *Marrubium persicum*), ксерохазмофитону (*Melica atropatana*, *Cirsium congestum*), пестроцветам (*Reseda microcarpa*, *Johrenia paucijuga*), пустыням (*Seidlitzia florida*, *Andrachne fruticulosa*). Несколько видов произрастают в «альпах» (*Didymophysa aucheri*). Сюда же включены 14 североиранских видов, ареал которых от Атропатены и севера Загроса по южному макросклону Эльбурса доходит до Хорасан-Копетдагской провинции (*Acantholimon hohenackeri*, *Ziziphora rigida*).

36. Атропатенский (138 видов). Объединяет виды с ареалом в Атропатенской подпровинции Армено-Атропатено-Загросской провинции. Относимые к этому типу ареалы охватывают Иранский Азербайджан на восток до г. Казвина или г. Тегерана, юго-восточную Анатолию на запад до г. Битлиса, Среднеараксинскую межгорную впадину и районы флоры Закавказья: Дарелегисский, Зангезурский, Мегринский, Нагорнокарабахский, Диабарский и, нередко, Севанский и Арагацский. К этому геоэлементу относятся эдификаторы и характерные виды ксерофильных группировок нижних горных поясов: петрофильно-фриганоидные (*Jaubertia szovitsii*, *Acantholimon karelinii*, *Alcea tabrisiana*, *Veronica microcarpa*), хазмофильные (*Allium akaka*, *Nepeta trautvetteri*), виды пустынь (*Halanthium kulpianum*, *Amberboa sosnovskii*, *Salsola cana*); немало также видов трагакантников (*Astragalus uraniolimneus*, *Tulipa florenskii*) и высокогорных видов (*Acantholimon sahendicum*, *Colchicum zangezurum*). Характерно обилие во флоре атропатенских астрагалов и васильков.

37. Североатропатенский (66 видов). Объединяет виды, ограниченные в своем распространении лишь закавказской частью Атропатенской подпровинции. К ним относятся виды сходной с предыдущим геоэлементом ценологии, в том числе эдификаторы (*Amygdalus nairica*, *Rubia rigidifolia*, *Onosma gracile*).

38. Восточнокавказско-атропатенский (27 видов). Охватывает территорию восточнокавказского типа ареала и Атропатенскую подпровинцию. Данный геоэлемент объединяет виды, приуроченные к нагорноксерофильным группировкам, главным образом фриганоидам и шибляку. Здесь присутствуют многие характерные виды и эдификаторы (*Iris paradoxa*, *Reseda globulosa*, *Asphodeline dendroides*, *Artemisia incana*), виды скально-осыпных группировок (*Haplophyllum villosum*, *Hyssopus angustifolius*, *Steptorhamphus petraeus*).

39. Армянский (103 вида). Объединяет виды с ареалом в Армянской подпровинции Армено-Атропатено-Загросской провинции. Ареал этого геоэлемента охватывает территорию от Анатолийской диагонали (Davis, 1965) на западе до бассейна оз. Севан на востоке и от Карского и Джавахетского нагорий на севере до границы с Араратской котловиной и с бассейном оз. Ван на юге. Сюда же отнесены 24 вида с восточнокавказско-армянским ареалом (т. е. кроме указанной территории они также представлены в некоторых районах к югу и к востоку от Кавказской диагонали), 12 малокавказско-армянских, 4 южноэвксинско-армянских и 7 восточноармянских видов. Большинство представителей данного геоэлемента — высокогорные и среднегорные виды лугов, трагакантников и петрофитона (*Scilla rosenii*, *Draba araratica*, *Coluteocarpus vesicaria*, *Acantholimon calvertii*).

40. Армено-атропатенский (88 видов). Объединяет виды с ареалом, охватывающим обе подпровинции Армено-Атропатено-Загросской провинции. Среди них преобладают ксерофиты предгорий и низкогорий (*Isatis steveniana*, *Delphinium szovitsianum*, *Astragalus cancellatus*). Есть и азональные виды скал и осыпей (*Lamium ordubadicum*) или высокогорные луговые (*Ornithogalum sigmoideum*, *Merendera rad-*

deana). 6 видов этого геоэлемента имеют центр тяжести ареала в Армянской подпровинции (*Ferulago setifolia*, *Linaria armeniaca*), 2 вида — в Атропатенской подпровинции (*Pimpinella nudicaule*, *Catabrosella araratica*), 4 вида — армено-североатропатенские (*Aethionema diastrophis*).

41. Армено-атропатено-курдо-загросский (17 видов). Объединяет виды с ареалом в пределах Армено-Атропатено-Загросской провинции. Преобладают ксерофиты нижних поясов (*Atraphaxis tournefortii*, *Tomantea aucheri*). 12 видов этого геоэлемента на Курдо-Загросе не встречаются южнее провинции Курдистан (*Dianthus floribundus*, *Scorzonera rigida*, *Allium cardiostemon*).

42. Атропатено-курдо-загросский (29 видов). Объединяет виды с ареалом в области одноименных подпровинций Армено-Атропатено-Загросской провинции. На юге виды этого типа ареала достигают иранской провинции Фарс, а некоторые — только Курдистана. Все виды этого геоэлемента произрастают в ксерофильных открытых группировках разных поясов (*Fritillaria kurdica*, *Polygonum luzuloides*, *Nectaroscordum tripedale*). Среди 15 видов, не идущих на юге дальше Курдистана, — *Campanula radula*, *Satureja macrantha*, *Koeleria kurdica*.

43. Атропатено-хорасанский (5 видов). Объединяет виды с ареалом в области Атропатенской и Хорасанской подпровинций и низкогорий южного макросклона хр. Эльбурс. К этой маленькой группе относятся характерные виды и эдификаторы эндемичных атропатено-хорасанских предгорных формаций пестроцветов и фриганоидов (*Zygophyllum atriplicoides*, *Gypsophyla aretioides*, *Acanthophyllum mucronatum*, *Euphorbia marschalliana*).

44. Анатолийско-армянский (10 видов). Объединяет виды с ареалом в Центральноанатолийской провинции (в понимании Тахтаджяна) и Армянской подпровинции. К этому геоэлементу, в противоположность предыдущему, относятся виды открытых группировок среднегорий и высокогорий. Это виды трагакантников и лугостепей (*Acantholimon caryophyllaceum*, *Cephalaria procera*, *Linaria syspirensis*). Половину видов этого геоэлемента составляют виды рода *Acantholimon* (*A. glumaceum* в высокогорьях, *A. armenum* в низкогорьях). 4 вида на востоке доходят до Атропатенской подпровинции (*Tulipa armena*), 1 вид — до Курдо-Загроса (*Acantholimon caryophyllaceum*).

45. Анатолийско-атропатенский (36 видов). Охватывает Анатолийское плоскогорье и Армянское нагорье s. l. (т. е. включая Иранский Азербайджан). В этой группе видов преобладают ксерофиты пустынных, предгорных и низкогорных формаций. Для фриганоидов характерны *Astragalus oleifolius*, *Scorzonera suberosa*, для псаммофитона — *Amblyopyrum muticum*, для мокрых солончаков — *Microcnemum coralloides*, *Thesium compressum*, для шибляка — *Crataegus meyeri*, для глинистых пустынь — *Euphorbia coniosperma*, для каменистых пустынь — *Ferula szovitsiana*.

46. Анатолийско-атропатено-курдо-загросский (27 видов). Охватывает Центральноанатолийскую (иногда только южную часть, т. е. горы системы Тавра), Атропатенскую и Курдо-Загросскую подпровинции. К этому геоэлементу относятся в основном среднегорные и высокогорные виды каменистых и сухих (реже влажных) склонов (*Cicer anatolicum*, *Salvia suffruticosa*), лугов (*Rumex angustifolia*, *Lagotis stolonifera*). Некоторые виды произрастают также и в низкогорьях (*Moltkia caerulea*, *Onosma sericea*). 10 видов этой группы охватывают ареалом лишь южную половину территории этого геоэлемента, т. е. являются южноанатолийско-атропатено-курдистанскими (*Pappophorum persicum*, *Verbascum joanis*) или южноанатолийско-атропатено-курдозагросскими (*Rosularia persica*, *Cephalanthera kurdica*).

47. Туранский (17 видов). Охватывает Туранскую пустынную провинцию s. l. К этому же геоэлементу относятся западнотуранские виды, с ареалом в одноименной

подпровинции, которая включает Кура-Араксинскую низменность и туранские эксклавы в долине среднего Аракса, северном Азербайджане и восточной Грузии. Ценотически виды данного геоэлемента пустынные и фриганоидные (*Malcolmia taraxacifolia*, *Sterigmostemum tomentosum*), в числе которых 5 западнотуранских видов (*Salsola ericoides*, *Artemisia fragrans* — эдификаторы формаций, *Papaver ocellatum*, *Malvalthaea transcaucasica*, *Centaurea caspia*).

48. Туран-циркумгирканский (24 вида). Охватывает пустыни, окружающие Каспийское море, в том числе пустыни центрального Ирана и северного Прикаспия. Подавляющее большинство видов этого геоэлемента — пустынные (*Bienertia cicloptera*, *Salsola dendroides*, *Anabasis aphylla*), однако к этому же геоэлементу отнесен эдификатор формации степных кустарников *Caragana grandiflora*.

49. Туран-армено-иранский (13 видов). Охватывает территорию всех или нескольких пустынных провинций группы пустынных провинций Передней Азии, т. е. пустыни восточного и южного Турана, центрального и северо-западного Ирана и восточной Анатолии (иногда и Месопотамии). По территории всей группы пустынных провинций Передней Азии распространено 11 видов: *Astragalus ammophillus*, *Nitraria schoberi* (заходит в Сахаро-Синдскую область) и др. 8 видов тяготеют к южным пустыням Переднеазиатской подобласти: *Petrosimonia glauca*, *Tetradiclis tenella* (заходит в Египет) и др.; 4 вида заходят в степную область (*Asparagus persicus*, *Atriplex verrucifera*).

50. Месопотамо-иранский (13 видов). Объединяет виды с ареалом в пустынях Месопотамской провинции и Иранского нагорья (или только западной его части). Сюда же отнесено несколько видов с месопотамо-анатолийско-атропатенским ареалом. К этому геоэлементу относятся исключительно пустынные и фриганоидные ксерофиты (*Silene arenosa*, *Eremopoa persica*, *Inula acaulis*).

51. Эндемичный (113 видов). Объединяет виды с ареалом в пределах 1—3 районов флоры Армении. Очень разнородная группа, требующая специального анализа. Из всех эндемичных видов 107 являются эндемиками Южного Закавказья. При этом 68 видов можно считать эндемиками атропатенского корня (*Acantholimon fedorovii*, *Silene prilipkoana*, 15 видов рода *Astragalus*, *Peltariopsis grossheimii*), а большинство оставшихся — эндемиками армянского корня (4 вида рода *Centaurea*, *Campanula choziatowskii*, *Ranunculus aragacii*, *Sorbus hajastana*). 9 эндемичных видов рода *Pyrus* являются эндемиками атропатенского и гирканского (*P. tamamschianae*, *P. elata*, *P. nutans*) корня.

52. Дизъюнктивный (41 вид). Разнородная группа не учтенных в анализе видов с разорванными ареалами, которая выделена с целью последующего детального анализа.

53. Заносный (21 вид). Эти виды не относятся к естественной флоре, так как являются спутниками сельскохозяйственных культур или занесены вследствие прочих видов деятельности человека (*Ammania arenaria*, виды рода *Amaranthus* и пр.). Генетически это главным образом североамериканские, центральноазиатские и восточноазиатские виды.

54. Виды с неустановленным типом ареала (24 вида). Не включены в анализ.

Обсуждение

Суммируя показатели количества видов по геоэлементам, имеющим общий генезис в рамках каждого из субдоминионов Голарктики, получаем следующее соотношение:
голарктических — 643 вида,
субсредиземноморских — 892 вида,
древнесредиземноморских — 1519 видов.

Без сомнения, можно противопоставить лишь показатели количества бореальных и древнесредиземноморских видов и сделать вывод о том, что автохтонный древнесредиземноморский элемент во флоре Армении более чем в 2 раза превосходит миграционный бореальный. Из 892 видов, которые мы отнесли к субсредиземноморским, что соответствует средиземноморско-тургайскому элементу Гроссгейма (1948), 375 видов — кавказские (Гроссгейм их относил к бореальному элементу). Если включить сюда и субэндемичные кавказские виды, то самобытность Большого Кавказа как флористического центра, многократно обсуждавшаяся в литературе, станет еще нагляднее (577 видов). Поэтому мы не будем акцентировать внимание на спорном вопросе принадлежности Кавказской провинции к Бореалису или к Субсредиземью, так как Субсредиземье является той промежуточной полосой, где пересекаются и одинаково хорошо представлены древнесредиземноморские и бореальные виды. Важнее сопоставить показатели по эндемикам двух пересекающихся на территории Армении провинций: Армено-Атропатено-Загросской (473 вида) и Кавказской (375 видов). Это вполне нормальное соотношение, если учесть, что влияние евкавказской флоры довольно сильно лишь в Северной Армении, бóльшая же часть территории Армении относится к Армено-Атропатено-Загросской провинции. Разбивая ее на подпровинции, наблюдаем некоторое превосходство в численности атропатенских (236) видов над армянскими (191). Суммируя же виды всех провинций, относящихся к Ирано-Туранской области, получаем наиболее весомую часть флоры — 1104 вида (почти треть). Эта цифра столь велика прежде всего за счет автохтонного переднеазиатского элемента. Таким образом, флору Армении следует считать комплексной, а поскольку по ее территории проходит граница между Кавказской (районы флоры: Верхне-Ахурянский, Лорийский, Иджеванский) и Армено-Атропатено-Загросской (все остальные районы флоры) провинциями, следует учитывать переходный характер флоры районов полосы контакта двух провинций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гагнидзе Р. И. Ботанико-географический анализ флороценотического комплекса субальпийского высокотравья Кавказа. Тбилиси, 1974. 223 с.

Гагнидзе Р. И., Иванишвили М. А. Некоторые характерные типы ареалов флоры Кавказа // Изв. АН ГССР. 1975. Сер. биол. Т. 1. № 5—6. С. 373—390.

Гроссгейм А. А. Опыт деления южного Закавказья на флористические провинции // Журн. русск. бот. о-ва. 1924. Т. 9. С. 83—100.

Гроссгейм А. А. Растительный покров Кавказа. М., 1948. 265 с.

Гроссгейм А. А., Сосновский Д. И. Опыт ботанико-географического районирования Кавказского края. Тифлис, 1927. 60 с.

Долуханов А. Г. Растительный покров // Кавказ. М., 1966. С. 223—255.

Долуханов А. Г., Сахокия М. Ф. Опыт ботанического районирования Закавказья // Сообщ. АН ГССР. 1941. Т. 2. № 4. С. 341—348.

Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры Горной Средней Азии. Л., 1973. 355 с.

Кеппен Ф. П. Географическое распространение хвойных деревьев в Европейской России и на Кавказе. СПб., 1885. 634 с.

Кузнецов Н. И. Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции. СПб., 1909. 174 с.

Лавренко Е. М. Основные черты ботанико-географического разделения СССР и сопредельных стран // Проблемы ботаники. Л., 1950. Т. 1. С. 530—548.

Липский В. И. История ботанического исследования Кавказа // Флора Кавказа. СПб., 1899. С. 157—198.

Магакьян А. К. Растительность Армянской ССР. М.—Л., 1941. 276 с.

Магакьян А. К. Характерные черты флоры и растительности Капуджиха и вопрос о ботанико-географическом районировании южного Зангезура // ДАН Арм.ССР. 1947. Т. 7. № 1. С. 39—44.

Малеев В. П. Растительность причерноморских стран (Эвксинской провинции Средиземноморья), ее происхождение и связи // Тр. БИН АН СССР. 1938. Сер. 3. Вып. 4. С. 135—251.

Медведев Я. С. Растительность Кавказа. Опыт ботанической географии Кавказского перешейка // Тр. Тифл. Бот. сада. 1915. Т. 18. № 1—2. С. 1—108.

Попов М. Г. Основы флорогенетики. М., 1963. 135 с.

Сагателян А. А. Географический анализ флоры Мегринского района Армянской ССР // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 5. С. 650—661.

Сагателян А. А. Флора и растительность Мегринского района Армянской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ереван, 1983. 24 с.

Сагателян А. А. Хорологический анализ флоры Армянской ССР // Вопросы анализа региональных флор. СПб., 1994. С. 311—321.

Сочава В. Б. Принципы геоботанического разделения земной поверхности и некоторые вопросы генетической геоботаники // Проблемы современной ботаники. Л., 1948. С. 36—48.

Тахтаджян А. Л. Ботанико-географический очерк Армении // Тр. БИН Арм. ФАН СССР. 1941. Т. 2. С. 1—180.

Тахтаджян А. Л. Очерк растительности Араратской котловины // А. Л. Тахтаджян, Ан. А. Федоров. Флора Еревана. Л., 1972. С. 5—17.

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 247 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Davis P. H. Flora of Turkey and East Aegean Islands. Edinburgh, 1965. Vol. 1. 167 p.

Meusel H., Jager E., Weinert E. Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. Jena, 1965. 258 S.

Международный университет природы,
общества и человека «Дубна»
Дубна Московской обл.

Получено 14 XI 1995

SUMMARY

The classification system for the species of the Armenian flora based on the study of their area configuration, is suggested. The total number of species (3313) and of each geographical elements have been recorded. The botanical geographical analysis has been made, the characterization of the scope and of the coenology and ecology for each geographical element are given. A complex character of the flora of the Republic and the predominance of Frontal-Asian species in its larger (south) part are found. Northern floristic regions of the Republic belong to Caucasian province, while southern part belongs to Armeno-Atropateno-Zagrossian province.

УДК 581.44 : 581.84

© И. С. Антонова, Р. А. Тертерян

РАЗВИТИЕ ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ У *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*)

I. S. ANTONOVA, R. A. TERTERYAN. DEVELOPMENT OF SHOOT SYSTEMS IN *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*)

Особенности развития и совместного роста осей являются основой построения пространственной структуры кроны сосны. Исследованы ветви господствующих и угнетенных деревьев 10, 20, 40 и 60 лет, произрастающих одиночно и в сообществах в сходных экотопах. Анализ изменения приростов с возрастом позволил выявить характер развития оси, который сам или своей частью определяет рост осей любого порядка. Сопоставление циклов развития осей показало, что характер роста закладывающейся оси определяется ее порядком, временем заложения и фазой данного цикла, в которой находится материнская структура. Исследование соотношений средних приростов осей каждого порядка показало, что оси одного порядка в одной фазе растут по сходной количественной закономерности (проверка F-критерием Фишера), поэтому соотношение приростов осей разных порядков одинаково в течение жизни ветви. При расчетах за генеральную совокупность принималась отдельная ветвь или ось.

Растения, увеличивающие количество одноименных органов до конца жизни, являются типичными модулярными организмами. Им присуща совершенно особая иерархическая организация, представляющая значительный научный и практический интерес. Проблема иерархии в растительных системах, непосредственно связанная с фундаментальными вопросами роста, развития и старения организмов, в последние годы привлекает все большее внимание исследователей (Сабинин, 1963; Halle, Oldeman, 1970; Halle, 1975, 1986; Edelin, 1991, и др.).

Выявление существующих модулей различных уровней и их соподчинение у древесных и кустарниковых растений является неотъемлемой частью проблемы организации модулярных организмов (Halle, 1975; Мазуренко, Хохряков, 1977; Edelin, 1991; Гатцук, 1994; Гатцук, Шафранова, 1994).

Сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L. — моноподиально нарастающее дерево с четко выраженной системой осей, онтогенез которого подробно изучен еще И. Г. Серебряковым (1962), представляет собой удобный объект для исследования.

Многие авторы отмечают большую изменчивость *P. sylvestris* в связи с экотопическими и биотическими условиями (Морозов, 1949; Побединский, 1965; Аткин, Аткина, 1989; Пшеничникова, 1989). Для сосны выделено 5 конституционных типов крон (Привалов, 1960). Детально изучены особенности строения побегов и их развитие (Napp-Zinn, 1966; Артемов, 1972, 1976, 1981; Скупченко, 1974; Чепик, 1974; Скупченко, Артемов, 1981), строение конуса нарастания и формирования генеративных органов. Геотропизм и генеративные процессы как кронообразующие факторы описаны в работах Е. Г. Мининой с соавт. (Минина, Муратов, 1974; Минина, Третьякова, 1983).

В работах J. Ovington (1957) и G. Baskerville (1956) показаны изменения веса ветвей в зависимости от возраста ствола и постоянство биомассы кроны сосны на определенных стадиях развития дерева. А. М. Якшиной и Л. А. Чарыковой (1974) показано, что при любой степени загущения на дереве численно преобладают ветки средних порядков, а суммарная для всего дерева длина веток в зависимости от порядка может быть выражена параболой.

В последние годы появились работы по моделированию кроны сосны, в которых показано значение порядка ветвления и длины материнского побега для описания роста ветви (Ford et al., 1990; Ford, Ford, 1990). К моделированию роста ветви обращались в физиологических работах для учета дыхания, фотосинтеза и продуктивности (Цельникер и др., 1993), однако закономерности развития кроны как системы взаимосвязанных модулей разного порядка и реализация этих закономерностей в конкретной среде изучены недостаточно.

Цель данной работы — подойти к выявлению закономерностей организации побеговых систем различного уровня у *P. sylvestris* и их проявления в различных экологических условиях. Под последними в работе понимаются климатические условия различных географических пунктов, а также условия произрастания одиночного дерева и сомкнутого древостоя. Для достижения цели поставлены следующие задачи: 1) выявить особенности развития побеговых систем различного уровня и закономерности их соподчиненного роста; 2) определить количественные закономерности совместного роста элементов кроны.

Материал и методика

Чтобы избежать неоднозначности в понимании терминов, укажем, что в данной работе побегом считается «элементарный побег», образовавшийся из почки за один вегетационный сезон (цикл роста) (Серебряков, 1952; Грудзинская, 1959, 1960; Гатцук, 1994), т. е. ауксибласт рассматривается как отдельный побег и брахибласт не учитывается как отдельный порядок ветвления. Линейная последовательность приростов одной меристемы считается осью определенного порядка (побег в понимании А. П. Хохрякова, М. Т. Мазуренко (1968)). Характером изменения приростов оси во времени, с момента ее заложения и до смерти, определяется развитие оси как системы. Ветвью считается система осей, образованная в результате роста первой от ствола боковой оси. Ветвь рассматривается как структурный элемент кроны, образованный системой осей, скоррелированных в своем росте.

Материал собирали в течение 1994—1995 гг. на южном (район г. Сосновый Бор) и северном (район г. Зеленогорск) берегах Финского залива. Рельеф районов исследования представляет собой морскую террасированную равнину. Почвы песчаные поверхностно-подзолистые, подстилаемые аллювиальными песками на южном берегу Финского залива и суглинками на северном берегу. Преобладают западные и южные ветры. Данные географические пункты различаются по климатическим условиям: по количеству осадков за год (650 мм для Соснового Бора и 700 мм для Зеленогорска), по продолжительности безморозного периода (145 и 135 дней соответственно), по высоте снежного покрова (35 и 50 см соответственно).

Исследовали особи из искусственных насаждений 10-, 20-, 40- и 60-летнего возраста, произрастающих в сходных условиях рельефа (на вершинах плоских песчаных дюн 10—15 м выс.).

Пробные площади размером 400 м^2 закладывали в местах одиночного произрастания деревьев и в лесных сообществах с разной плотностью древостоя (от 650 и до 13 000 шт./га), относящихся к одной группе ассоциаций (Pinus sylvestris—Cladina rangiferina + Cladina stellaris — для 10- и 20-летних насаждений; Pinus sylvestris — Calluna vulgaris + Vaccinium vitis-idaea — Pleurozium Schreberi — для 40- и 60-летних). В открытых и сомкнутых насаждениях каждого класса возраста описывали по 1 пробной площади. Дополнительно к этому в 20-летних сообществах с плотностью 13 000 (9000 в районе г. Зеленогорск) и 7000 (5000) шт./га, а 40-летних с плотностью 2800 (3150) и 4200 (4600) шт./га закладывали по 1 пробной площади для каждого класса плотности. Схема сбора материала одинакова в обоих географических пунктах (табл. 1). Всего описаны 24 пробные площади.

На пробной площади выбирали по 3 господствующих и 2 угнетенных дерева по высоте дерева, диаметру ствола (на высоте 1.5 м) и симметричности развития кроны. У модельных деревьев измеряли линейные приросты ствола в высоту. С каждого

ТАБЛИЦА 1

Схема сбора материала

Возраст насаждений, лет	10	20	40	60
г. Сосновый Бор				
Число пробных площадей				
для одиночно растущих деревьев	1(1)	1(1)	1(1)	1(1)
для деревьев, растущих в лесном сообществе	1(6)	3(5)	3(5)	1(5)
г. Зеленогорск				
Число пробных площадей				
для одиночно растущих деревьев	1(1)	1(1)	1(1)	1(1)
для деревьев, растущих в лесном сообществе	1(6)	3(5)	3(5)	1(5)

Примечание. В скобках приведено число особей, исследованных на каждой пробной площади.

дерева отбирали ветви юго-восточной экспозиции (включая и сухие) с интервалом через 3—4 года. Всего было исследовано 90 деревьев и 380 ветвей.

Ветви охарактеризованы по следующим параметрам: год заложения ветви, величина годового прироста оси (см/год), угол отхождения оси, перевершинивание оси I порядка и число проснувшихся почек. Для характеристики роста оси был разработан показатель, названный «скорость изменения приростов» (V), который рассчитывается по формуле

$$V = X_t - X_{t-1},$$

где X_t — прирост данного года, X_{t-1} — прирост предыдущего года. Этот параметр показывает, насколько прирост данного года отличается от прироста предыдущего, и описывает интенсивность процесса изменения роста оси. Термины «характер роста» и «характер изменения приростов во времени» употребляются в данной статье как синонимы, а дочерние оси, образовавшиеся на материнской оси в начальных фазах ее роста, называются «рано заложенными». Для проверки гипотезы о сходстве приростов осей второго порядка одной ветви на последнем этапе роста применялся F-критерий Фишера. При этом в качестве генеральной совокупности всегда выступало множество показателей одной конкретной ветви.

На прибрежных дюнах у г. Зеленогорска выбрали 100 одиночных деревьев 60—80-летнего возраста, у которых глазомерно учитывали наличие перевершиненных ветвей, заложенных в разные периоды роста ствола. Крону дерева разбивали на слои (соответствующие 10 годам роста ствола каждый (5 лет в начале роста)), и в каждом слое отмечали присутствие перевершиненных ветвей. Рассматривали слои кроны в секторе юго-восточной экспозиции.

Результаты

Дерево сосны обыкновенной представляет собой моноподиально нарастающую систему осей, поэтому описание роста осевых структур закономерно начать с главной оси. У господствующих деревьев (независимо от экологических условий) в начале жизни приросты ствола увеличиваются, затем стабилизируются, а в конце жизни уменьшаются. При этом у одиночно растущих особей увеличение приростов наступает раньше и проходит гораздо быстрее, чем у особей, произрастающих в лесном

ТАБЛИЦА 2

Продолжительность периода малых приростов ствола в начале жизни особи у 40-летних деревьев *Pinus sylvestris*

Особи	Сосновый Бор				Зеленогорск			
	X	σ	μ	*N*	*X*	σ	μ	*N*
Одиночные в лесных сообществах с разной плотностью древостоя	4.5	1.3	0.6	4	6.7	1.1	0.5	4
а	10.8	3.4	1.9	3	15.3	2.9	1.7	3
б	12.8	3.8	2.2	3	20.6	4.5	2.5	3
в	22.2	4.6	2.6	3	28.1	3.7	2.1	3
В лесных сообществах в целом	15.3	3.8	1.2	9	20.0	3.7	1.2	9

Примечание. *N* — количество ветвей, из побегов которых сформирована выборка; *X* — средняя продолжительность периода малых приростов, лет; σ — среднеквадратичное отклонение; μ — ошибка среднего арифметического. Плотность древостоя, шт./га: *а* — 2650, *б* — 2800, *в* — 4200 (Сосновый Бор); *а* — 3000, *б* — 3150, *в* — 4600 (Зеленогорск).

сообществе (табл. 2). Для последних характерен длительный период малых приростов ствола в начале жизни. Это хорошо заметно при сравнении изменения приростов ствола у деревьев, растущих одиночно, с таковыми из одновозрастных лесных сообществ (рис. 1). При этом оказалось, что чем выше плотность древостоя, тем дольше длится этот период (рис. 2; табл. 2). У особей из сообществ с меньшей плотностью (2650 и 2800 шт./га), расположенных в районе г. Сосновый Бор, энергичный рост ствола наступает через 10—15 лет (рис. 2; деревья 2 и 3), тогда как у деревьев из более плотных сообществ — через 15—25 лет (рис. 2; деревья 4 и 5). Такая же тенденция к запаздыванию наступления периода больших приростов ствола наблюдается и у деревьев в районе г. Зеленогорска. Здесь плотность исследованных лесных сообществ выше и данная фаза наступает позже (через 15—20 лет в менее плотных древостоях и 25—30 лет в более плотных).

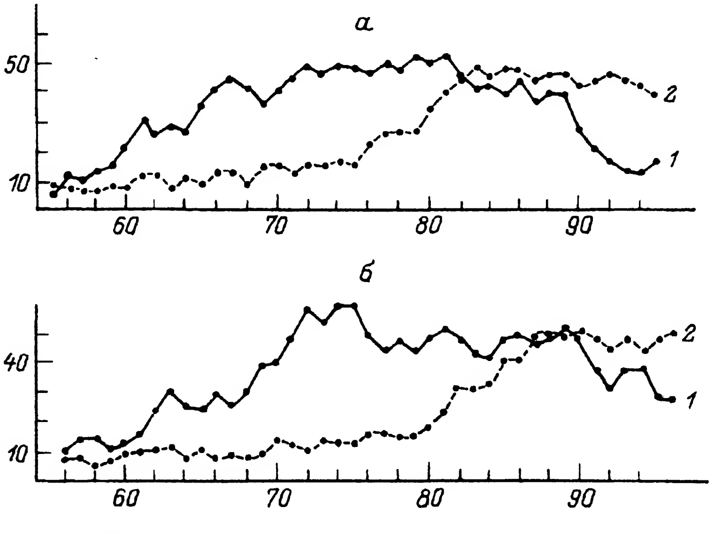


Рис. 1. Характер прироста ствола у 40-летних особей *Pinus sylvestris*.

а — г. Сосновый Бор, *б* — г. Зеленогорск. *1* — одиночная особь; *2* — среднее для 9 господствующих деревьев одновозрастного лесного сообщества. По осям абсцисс — годы; по осям ординат — прирост, см.

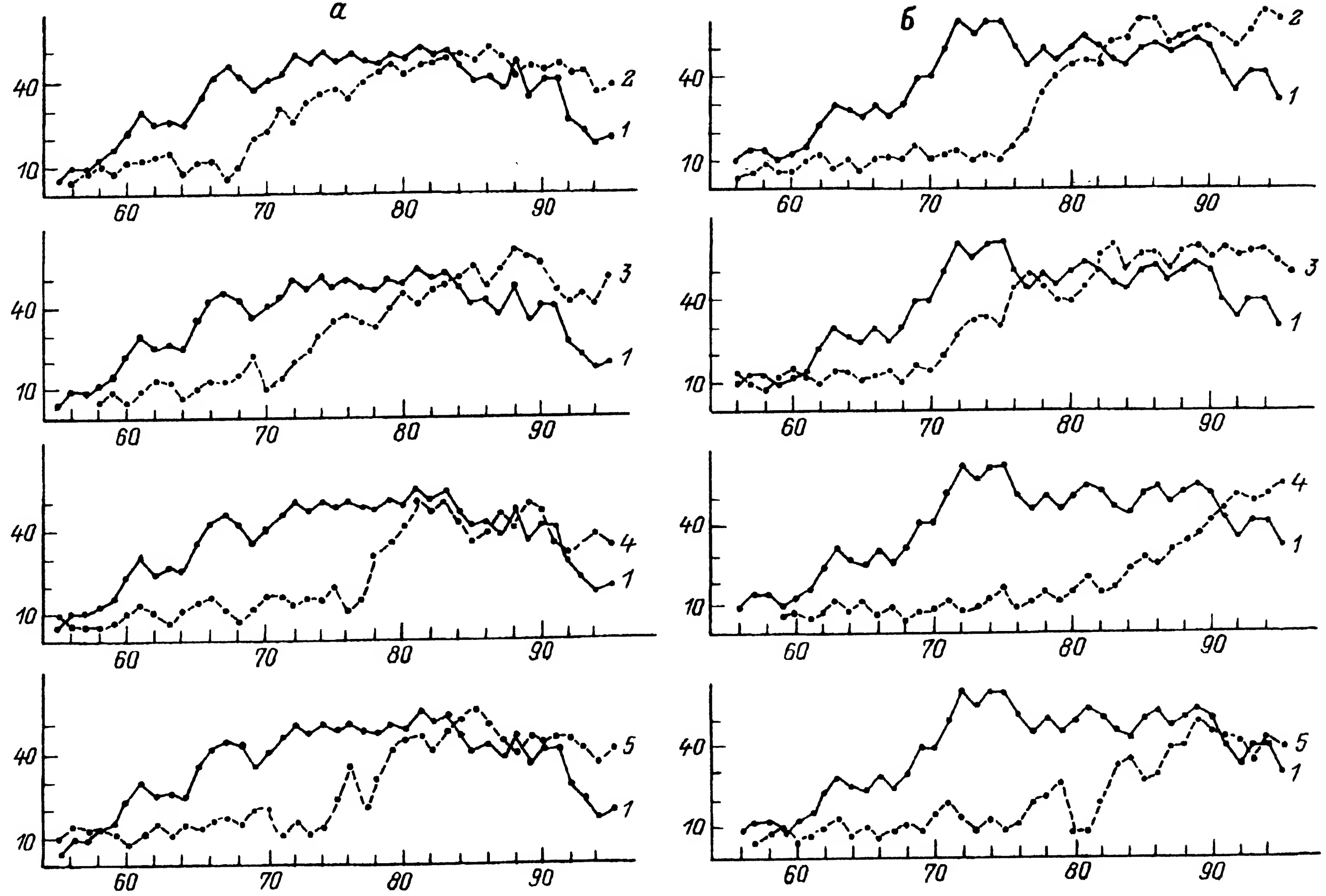


Рис. 2. Характер прироста ствола у сорокалетних господствующих особей *Pinus sylvestris* из несомкнутых насаждений (*1*) и лесных сообществ (*2*—*5*).

а — г. Сосновый Бор, *б* — Зеленогорск. Плотность древостоя: *2* — 2650 (*а*), 3000 (*б*); *3* — 2800 (*а*), 3150 (*б*); *4*, *5* — 4200 (*а*), 4600 (*б*) шт./га. По осям абсцисс — годы (1960—1990); по осям ординат — прирост, см.

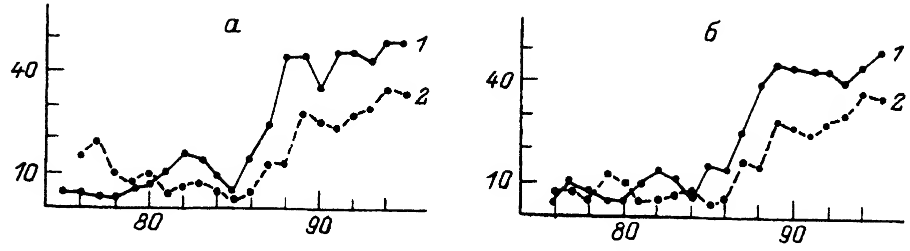


Рис. 3. Прирост ствола у господствующего дерева *Pinus sylvestris* в 20-летних насаждениях разной плотности.

а — г. Сосновый Бор, плотность, шт./га: *1* — 7000, *2* — 13000; *б* — г. Зеленогорск, плотность, шт./га: *1* — 5000, *2* — 9000. По осям обсцисс — годы; по осям ординат — прирост, см.

На рис. 2 видно, что приросты ствола у деревьев лесных сообществ на некотором этапе начинают превышать приросты у одиночно растущих деревьев. Это происходит из-за различного времени наступления фазы активных приростов ствола. Когда у деревьев лесных сообществ эта фаза только начинается, у одиночного дерева она идет на спад.

В начале жизни абсолютные значения годичных приростов ствола у всех особей в одновозрастных насаждениях с разной плотностью (на сходных экотопах) примерно одинаковы для господствующих деревьев 20 и 40 лет — около 10 см/г. (в окр. г. Сосновый Бор — 10.3±0.47 см, в окр. г. Зеленогорска 9.85±0.44 см). В дальнейшем, при усилении роста ствола для особей менее плотных ценозов характерны бо́льшие приросты, что выявлено при сравнении приростов ствола особей 20-летних насаждений (рис. 3). Такой переход к усиленному росту наблюдался у господствующих особей, выигравших конкурентную борьбу, что показано на 20- и 40-летних искусственных посадках (рис. 4).

Сравнение роста стволов всех изученных деревьев показало, что характер изменения их приростов во времени сходен у особей несомкнутых насаждений и господствующих особей, произрастающих в лесном ценозе. Выделены 5 этапов (фаз) роста ствола как главной оси: 1) фаза малых приростов; 2) фаза увеличивающихся с возрастом приростов; 3) фаза максимальных и стабильных приростов; 4) фаза быстро уменьшающихся приростов; 5) фаза малых стабильных приростов. В дальнейшем будем называть такой характер изменения приростов «нормальным» характером роста.

ТАБЛИЦА 3

Значения средней скорости изменения приростов и ее амплитуды в каждой фазе роста оси одного порядка у 18-летней ветви отдельно стоящего 40-летнего дерева

Ось	Фаза											
	2			3			4			5		
	Am	*V*	*N*	*Am*	*V*	*N*	*Am*	*V*	*N*	*Am*	*V*	*N*
1	30.5	+6.7	4	13	0.83	3	11.5	−6.97	5	11	0.3	6
2	7	+2.6	10	3	0.21	15	4	−4.39	27	5.5	0.25	54
3							3.5	−3.13	32	3.5	0.13	82
4										5	0.18	44

Примечание. Фазы: 2 — увеличивающиеся с возрастом приросты, 3 — максимальные и стабильные приросты, 4 — быстро уменьшающиеся приросты, 5 — малые стабильные приросты. *N* — объем выборки, *V* — средняя скорость изменения приростов, *Am* — ее амплитуда ($Am = V_{max} - V_{min}$), «+» — увеличение приростов, «–» — уменьшение приростов.

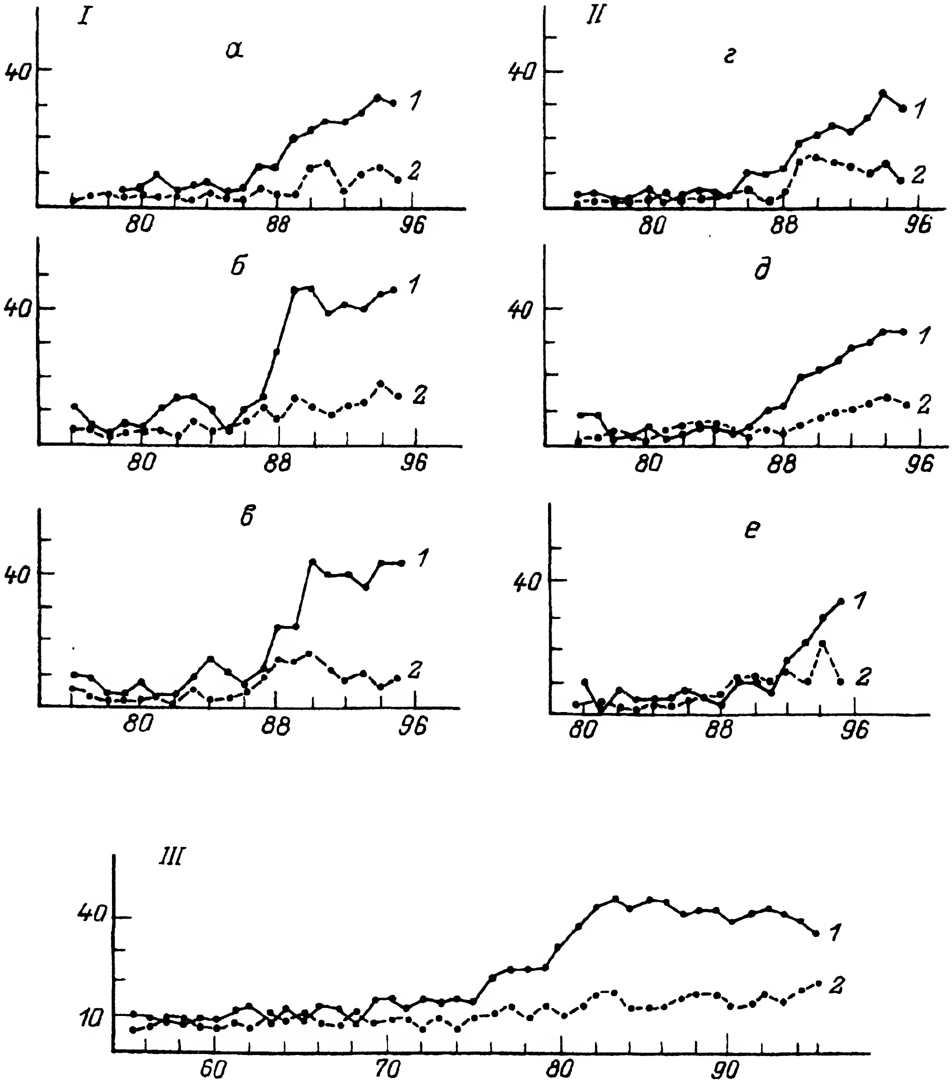


Рис. 4. Дифференциация стволов *Pinus sylvestris* в 20- и 40-летних насаждениях.

I — г. Сосновый Бор, *II* — г. Зеленогорск, *III* — г. Сосновый Бор, средний ход роста стволов господствующих и угнетенных 40-летних деревьев: *1* — господствующее дерево, 2 — угнетенное дерево. Плотность, шт./га: *а* — 13000, *б* — 7000, *в* — 5000, *г* — 9000, *д* — 6500, *е* — 5000. По осям абсцисс — годы, по осям ординат — прирост, см.

Изменение длин линейных приростов с возрастом у боковых осей 1-го порядка в целом соответствует «нормальному» характеру роста. Отличия заключаются в отсутствии фазы 1 (рис. 5). Этапы роста у осей выявляются и по изменению средней скорости изменения приростов (*V*) за время существования оси (табл. 3). Такой ход роста имеют оси 1-го порядка, заложенные в период зрелости и максимальных приростов ствола, т. е. когда ствол находился в фазе 3 своего роста. В дальнейшем, по мере увеличения возраста ствола образуемые оси 1-го порядка постепенно все больше теряют начальные этапы «нормального» роста и, в конце концов, имеют кривую роста, характерную для фазы 5 (рис. 5). Последовательное изменение характера роста осей 1-го порядка с увеличением возраста ствола было выявлено нами у господствующих особей 20, 40 и 60 лет на всех исследованных участках.

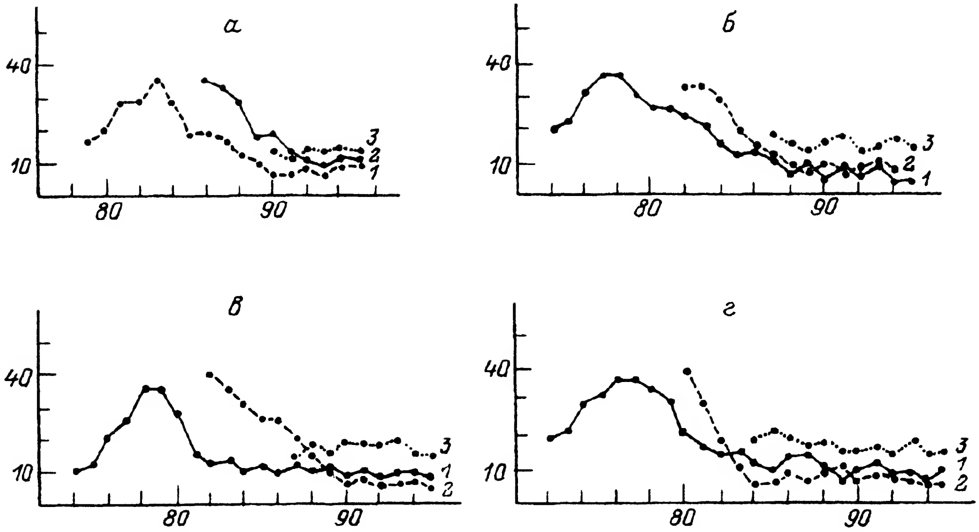


Рис. 5. Изменение характера роста осей первого порядка в зависимости от времени их заложения на материнской оси (господствующее дерево, 40 лет).

Районы: *а*, *б* — г. Сосновый Бор, *в*, *г* — г. Зеленогорск. Плотность, шт./га: *а* — 2650, *б* — 2800, *в* — 3000, *г* — 3150. *1—3* — оси первого порядка, заложенные: *1* — в период максимальных приростов ствола; *2* — через 6 лет после оси *1*; *3* — через 10 лет после оси *1*. По осям абсцисс — годы; по осям ординат — прирост, см.

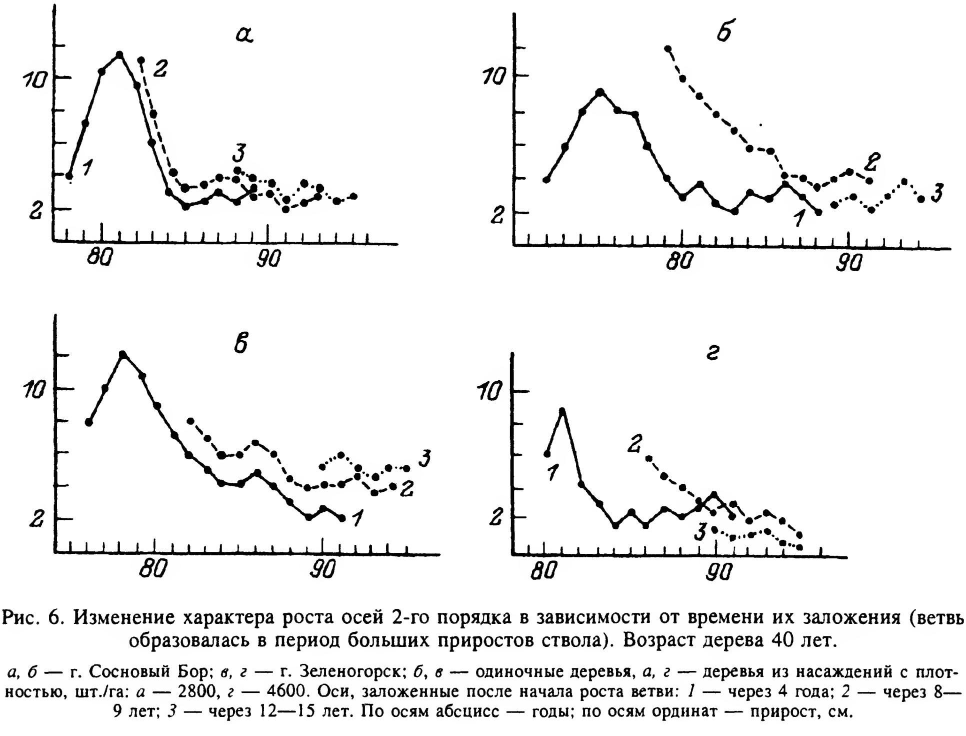


Рис. 6. Изменение характера роста осей 2-го порядка в зависимости от времени их заложения (ветвь образовалась в период больших приростов ствола). Возраст дерева 40 лет.

а, *б* — г. Сосновый Бор; *в*, *г* — г. Зеленогорск; *б*, *в* — одиночные деревья, *а*, *г* — деревья из насаждений с плотностью, шт./га: *а* — 2800, *г* — 4600. Оси, заложенные после начала роста ветви: *1* — через 4 года; *2* — через 8—9 лет; *3* — через 12—15 лет. По осям абсцисс — годы; по осям ординат — прирост, см.

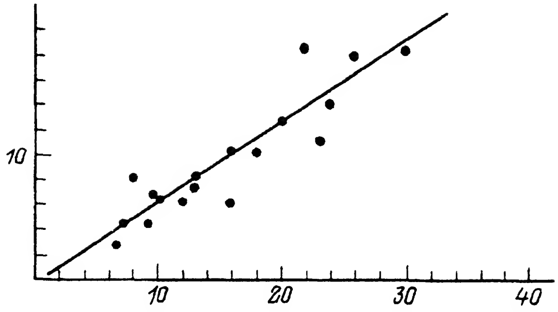


Рис. 7. Зависимость средних приростов осей 2-го порядка от приростов оси 1-го порядка. 18-летняя ветвь одиночного дерева 60 лет; г. Сосновый Бор.

$Y = 0.66X - 0.52$. По оси абсцисс — средний прирост оси 1-го порядка, см/год; по оси ординат — средний прирост оси 2-го порядка, см/год.

При анализе роста осей 2-го порядка обнаружена та же закономерность выпадения первых фаз «нормального» роста. Так, рано заложенные оси 2-го порядка (ось 1-го порядка в фазах 2 и 3) имеют все этапы (фазы) «нормального» роста, но по мере увеличения возраста оси 1-го порядка, образуемые ею дочерние оси 2-го все больше теряют начальные этапы «нормального» роста и в конце их характер роста описывается только фазой 5. Данный процесс сходен у особей, произрастающих в разных географических пунктах и в насаждениях разной плотности (рис. 6). Различия проявляются в том, что у одиночно растущих особей фазы 2 и 3 продолжаются дольше, чем у деревьев лесных сообществ. При этом можно отметить, что у особей из более плотных насаждений эти фазы завершаются быстрее.

Редукция фаз роста осей 2-го порядка подтверждается также корреляцией между их средними приростами и приростами оси 1-го порядка соответствующего года. При анализе выявлена сильная линейная связь между этими показателями, причем конкретные значения коэффициентов линейной корреляции и уравнений регрессий характерны для каждой отдельной ветви. Одно из уравнений линейной регрессии между приростами осей 1-го и 2-го порядков показано на рис. 7.

Оси 3-го порядка на ранозаложенных осях 2-го порядка (т. е. образованных осью 1-го порядка в фазе 2) имеют только фазы 4 и 5 «нормального» характера роста. На позднозаложенных осях 2-го порядка (т. е. ось 1-го порядка находилась в фазах 4—5) оси 3-го теряют фазу 4 в своем развитии. Оси 4-го порядка сразу имеют характер роста, аналогичный фазе 5 (рис. 8). Распределения приростов осей 2, 3 и 4-го порядков на ветви за 1 год различаются. У осей 3-го и 4-го порядков нет больших различий в приростах, тогда как у осей 2-го порядка наблюдается большее варьирование (рис. 9).

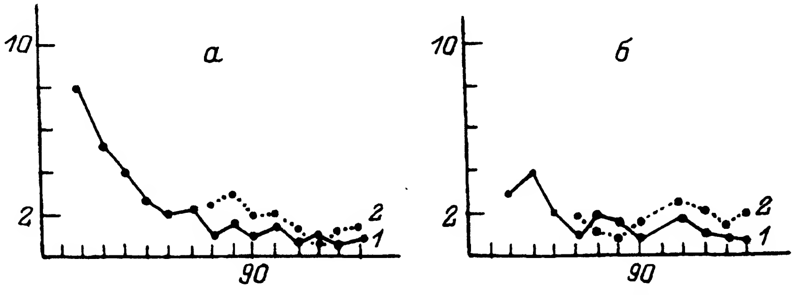


Рис. 8. Характер роста осей 3-го и 4-го порядков в зависимости от времени заложения их на материнской оси.

18-летняя ветвь одиночно растущего дерева 40 лет. Оси: *а* — 3-го порядка (*1* — рано заложенные, *2* — поздно заложенные), *б* — 4-го порядка (*1* — рано заложенные на оси 3-го порядка, *2* — поздно заложенные на оси 3-го порядка).

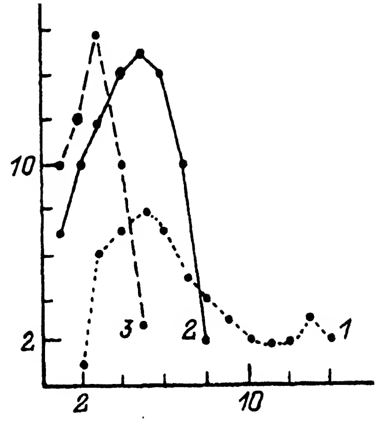


Рис. 9. Распределение приростов за 1991 г. у осей 2, 3 и 4-го порядков.

12-летняя ветвь одиночно стоящего дерева 20 лет. Оси: *1* — 2-го порядка, *2* — 3-го порядка, *3* — 4-го порядка. По оси абсцисс — прирост, см; по оси ординат — частота, шт.

Сравнение скоростей изменения приростов и их амплитуд у осей разных порядков показало, что чем меньше порядок оси, тем больше величина значений этих параметров (табл. 3).

Исследования соотношения приростов осей разных порядков на 38 ветвях 40-летних деревьев показали, что у осей меньшего порядка прирост в среднем в 2 раза больше, чем у оси следующего порядка (табл. 4). Существует тесная корреляция между приростами осей 1-го и 2-го порядков, с одной стороны, и осей 2-го и 3-го порядков — с другой (коэффициенты линейной корреляции равны 0.72 и 0.91 соответственно). Регрессионные уравнения для деревьев Соснового Бора имеют следующий вид

$$Y = 0.47X - 0.01,$$

где Y — прирост оси 2-го порядка, X — прирост оси 1-го порядка и

$$Y = 0.47X - 0.1,$$

где Y — прирост оси 3-го порядка и X — прирост оси 2-го порядка; для ветвей из района г. Зеленогорска эти уравнения имеют вид $Y = 0.45X - 0.11$ и $Y = 0.54X - 0.23$ соответственно.

ТАБЛИЦА 4

Средний прирост осей 1, 2, 3-го порядков и соотношение их на ветви (г. Сосновый Бор)

Годы	Оси					Соотношение 1 : 2 : 3
	1	2		3		
	A	*A*	N	*A*	N	
1980	12.5					
1981	18.5	9.21	4			
1982	21.5	9.34	7			
1983	29.0	6.54	11	2.84	16	4.43 : 1 : 0.43
1984	13.0	5.98	15	2.61	28	2.17 : 1 : 0.44
1985	13.0	6.24	19	2.75	44	2.08 : 1 : 0.44
1986	14.0	6.92	21	3.23	51	2.02 : 1 : 0.47
1987	12.5	6.0	24	2.7	61	2.08 : 1 : 0.45
1988	8.0	3.62	27	1.52	69	2.21 : 1 : 0.42
1989	10.0	4.53	29	2.71	72	2.21 : 1 : 0.49
1990	8.0	3.68	30	1.32	76	2.17 : 1 : 0.36
1991	9.0	4.0	31	1.54	78	2.25 : 1 : 0.39
1992	8.0	3.76	33	1.81	79	2.13 : 1 : 0.48

Примечание. Оси: 1 — 1-го порядка, 2 — 2-го порядка, 3 — 3-го порядка. *A* — прирост, см; *N* — число исследованных ветвей.

ТАБЛИЦА 5

Доля перевершиненных осей 1-го порядка среди ветвей, заложенных в разное время на стволе у одиночных особей (Северный берег Финского залива)

Возраст ствола в период заложения оси 1-го порядка, лет	Число исследованных осей 1-го порядка	Доля перевершиненных осей, %	Средний возраст перевершиненных осей, лет
10—20	100	30	11±1
21—25	100	28.6	13±1
26—30	100	82	12.5±1
31—35	100	100	11.4±1
36—40	100	100	13±1

Вычисленное соотношение средних приростов в фазе 5 у осей 1, 2, 3 и 4-го порядков на ветви оказалось одинаково для всех ветвей разных деревьев 40-летних группировок с южного берега Финского залива и равным 6.4 : 1.9 : 1.3 : 1.

При отмирании осей 1-го порядка в фазе 5 лидировать по приростам начинают оси 2-го порядка, расположенные в мутовках, ближайших к отмершему апексу. Это явление получило название перевершинивания, и для ствола его описал еще E. Münch (1938). Обычно преимущество получают 1 или 2 оси 2-го порядка, лежащие в плоскости ветви.

В результате учета перевершиненных ветвей в слоях кроны, расположенных на разной высоте, было отмечено, что чем позже заложены на стволе оси 1-го порядка, тем большая их часть перевершинивается (табл. 5). Это явление наблюдается у особей из насаждений разной плотности, т. е. возраст перевершинивания не зависит от плотности древостоя. Таким образом, можно сказать, что в течение жизни сосна закладывает оси 1-го порядка с разным потенциалом развития.

Обсуждение

На основании приведенных выше результатов можно предположить, что для оси *Pinus sylvestris* базовым является «нормальный» рост, который должен проявляться в оптимальных условиях. Такой рост наблюдается у стволов господствующих особей и у осей 1-го порядка, заложенных в фазах 2 и 3 роста ствола.

Оси других порядков, заложенные на разных этапах роста ствола, имеют характеры роста, которые можно описать определенной последовательностью фаз «нормального» роста. При этом отличия будут лишь в количестве утраченных первых фаз базового хода роста. Это можно хорошо проиллюстрировать сравнением характеров роста осей разных порядков (рис. 2, 5, 6, 8).

Первопричиной различия в росте осей, по мнению ряда авторов (Серебряков, 1962; Сабинин, 1963; Ford et al., 1990; Ford, Ford, 1990), являются внутренние факторы и в первую очередь порядок оси. Полученные нами данные свидетельствуют, что «нормальный» характер роста полностью проявляется у ствола и осей 1-го порядка, тогда как с увеличением порядка ход роста оси описывается все больше его последними фазами. Такое развитие осей отражает, на наш взгляд, уменьшение потенциальной способности к реализации «нормального» роста с увеличением порядка оси. Если учесть, что порядок оси отражает степень апикального давления на нее, то эта закономерность становится вполне объяснимой. Логично, что чем выше порядок оси,.тем больше давление на нее (например, ограничение в питании по Сабинину (1963)) и, следовательно, ниже возможность проявить полностью «нормальный» характер роста. В пользу этого говорит и то, что при перевершинивании

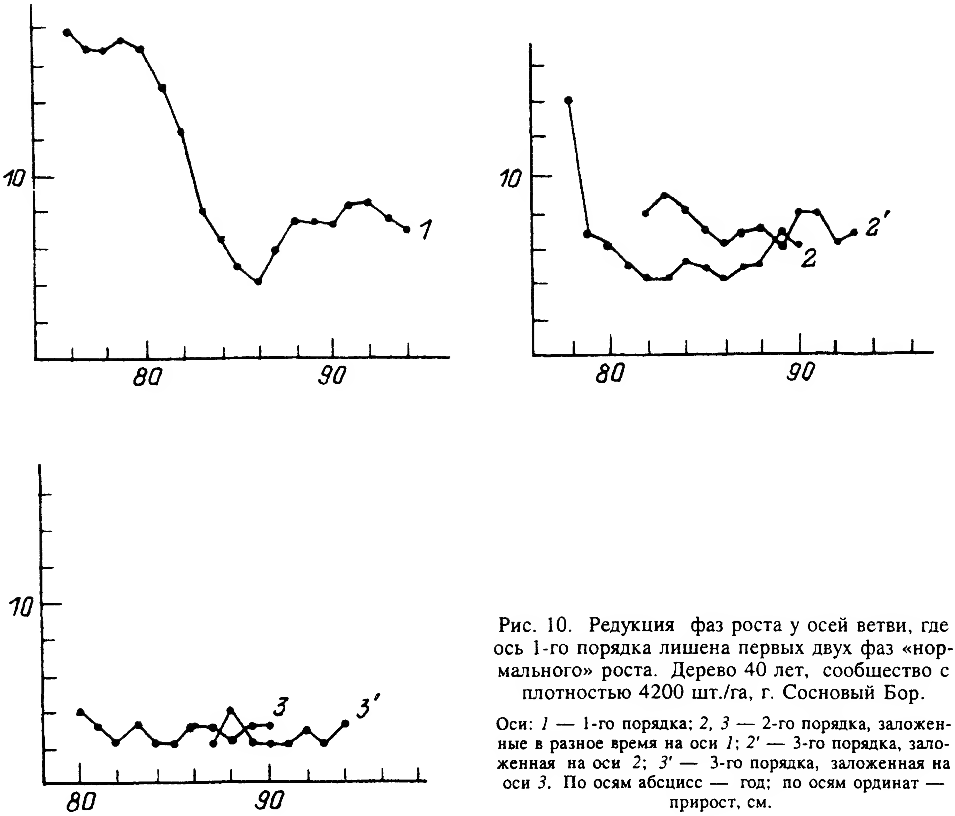


Рис. 10. Редукция фаз роста у осей ветви, где ось 1-го порядка лишена первых двух фаз «нормального» роста. Дерево 40 лет, сообщество с плотностью 4200 шт./га, г. Сосновый Бор.

Оси: *1* — 1-го порядка; *2, 3* — 2-го порядка, заложенные в разное время на оси *1*; *2'* — 3-го порядка, заложенная на оси *2*; *3'* — 3-го порядка, заложенная на оси *3*. По осям абсцисс — год; по осям ординат — прирост, см.

ближайшие оси большего порядка увеличивают свои приросты, что может свидетельствовать о снятии определенного ограничения на рост.

Ограничение на проявление «нормального» характера роста оказывает состояние материнской оси в момент заложения дочерней. Это проявляется в редукции фаз «нормального» роста у осей, заложенных в разное время на материнской оси (рис. 5, 6, 8). При этом возраст материнской оси характеризуется фазой «нормального» хода роста, в которой она находится. Анализ редукции фаз роста у дочерних осей показывает, что у них рост начинается с той же или следующей фазы «нормального» хода роста, в которой находится материнская ось. В любом случае характер роста дочерней оси не может иметь больше фаз, чем у материнской оси. Это предположение хорошо иллюстрируется ростом осей, образованных на осях 1-го порядка с неполным набором фаз «нормального» роста (рис. 10).

Рост осей любого порядка с увеличением возраста материнской оси закономерно меняется: чем позже заложена ось, тем больше теряются первые этапы «идеального» процесса. Рост оси тесно скоррелирован с развитием других осей и определяется ее положением в системе ветви (порядком) и состоянием ее «материнских» структур.

Итак, рост всех осей исследованных деревьев соответствует «нормальному» 5-фазному процессу или его подмножеству; в начале жизни (фазы 1 и 2) ось наращивает свой рост (этап молодости), который максимально проявляется в фазе 3, характеризующей зрелость оси. Далее в жизни осевой структуры наступает этап, отражающий ее старение (фаза 4) и медленное отмирание (фаза 5). Одновременно происходят соответствующие изменения физиологических процессов внутри оси.

Вышеизложенными закономерностями, определяющими характер будущего роста оси, легко объясняются характеры распределения приростов осей одного порядка за

ТАБЛИЦА 6

Проверка на различие приростов осей 2-го порядка в фазе 5 по F-критерию Фишера

№ ветви	№ оси	X	σ	N	Порядковый номей оси 2-го порядка									
					2		3		4		5		6	
					Fф	Fст	Fф	Fст	Fф	Fст	Fф	Fст	Fф	Fст
1	1	3.8	0.2	11	2.59	3.13	1.19	3.02	2.59	2.97	2.19	3.63		
	2	4.5	0.4	10			3.10	3.39	1.0	3.13	1.12	3.29		
	3	4.2	0.2	9					3.10	3.07	2.62	3.72		
	4	4.2	0.4	11							1.18	3.14		
	5	3.9	0.3	8										
2	1	3.1	0.5	8	2.78	3.63	2.78	3.79	2.78	3.68	2.78	3.57	1.56	3.72
	2	3.4	0.3	11			1.0	3.63	1.0	3.13	1.0	2.91	1.77	3.34
	3	2.8	0.3	8					1.0	3.68	1.0	3.28	1.77	3.72
	4	2.8	0.3	10							1.0	3.07	1.77	3.39
	5	3.2	0.3	13									1.77	3.07
	6	3.7	0.4	9										
3	1	3.9	0.5	8	1.44	3.68	1.96	3.5	2.56	3.01	1.44	3.68	1.96	3.14
	2	4.4	0.6	10			1.36	3.39	1.78	2.9	1.0	3.18	1.36	3.02
	3	4.2	0.7	9					1.31	2.95	1.36	3.39	1.0	3.34
	4	3.8	0.8	12							1.78	2.9	1.31	2.86
	5	4.4	0.6	10									1.36	3.02
	6	4.3	0.7	11										

Примечание. Ветви: 1 — 15 лет, 40-летнего одиночного дерева, Сосновый Бор; 2 — 18 лет, 40-летнего дерева, в насаждении плотностью 4200 шт./га, Сосновый Бор; 3 — 13 лет, 40-летнего дерева, в насаждении плотностью 3150 шт./га, Зеленогорск. *X* — средний прирост, см; σ — среднеквадратичное отклонение; *N* — число исследованных осей.

1 год (рис. 9). Характер распределения приростов осей 2-го порядка, по нашему мнению, возникает вследствие неодновременного начала реализации программ их роста во времени: в один момент на ветви есть оси 2-го порядка, находящиеся на разных этапах своего развития. Кроме того, данные закономерности хорошо объясняют причину того, что у одновозрастных деревьев, выросших одиночно и в сообществе, в одной части кроны располагаются совершенно разные по структуре ветви.

Редукция фаз нормального роста у осей 1-го порядка наблюдается не только во времени (чем позже заложена на стволе ось, тем больше выпадает первых фаз), но и в пространстве. Так, даже в одной мутовке находятся оси 1-го порядка с разным характером роста. Такое различие вызвано дифференциацией экологических условий с разных сторон кроны.

«Нормальный» характер роста полностью представлен у стволов всех одиночных деревьев, а также у господствующих деревьев в лесных насаждениях, тогда как у угнетенных, на первый взгляд, не всегда. У угнетенных 20-летних особей ход роста ствола характеризуется лишь фазой 1 и представляет собой малоизменяющиеся год от года приросты. Однако угнетенные 40-летние деревья, в большинстве своем, имеют характер роста ствола, соответствующий «нормальному», хоть и с малыми приростами. Данное несоответствие показывает, что особи, у которых к 20 годам не наступают фазы 2 и 3 «нормального» роста, не доживают до 40 лет и погибают. До 40 лет могут дожить более конкурентоспособные особи, у которых рост ствола прошел первые этапы. Кроме того, слабые деревья медленнее переходят к фазам 4 и 5 «нормального» роста, и в этом проявляется их отличие от господствующих особей.

Характер роста ствола может служить хорошим индикатором условий произрастания особи. Точка пересечения ходов роста одиночных деревьев и господствующих особей из лесных насаждений показывает степень влияния ценотических факторов на рост особи (конкуренции за минеральное питание, воздушное пространство и свет). При этом наиболее важным показателем является продолжительность фазы 1, так как чем выше плотность древостоя (а следовательно, изменен ряд экологических условий), тем дольше длится эта фаза (рис. 2; табл. 2).

Таким образом, на проявлении закономерностей, определяющих характер будущего роста оси, сказываются не только возрастные характеристики особи, но и в значительной степени конкретные экологические условия, в которые попала конкретная ось, что существенно для выживания ее в разнообразных условиях среды.

Было сделано предположение, что в фазе 5 все оси одного порядка в пределах ветви находятся в одинаковом состоянии, это выражается в сходных приростах. Проверка различия приростов всех осей 2-го порядка одной ветви в этой фазе по F-критерию Фишера показала, что они не отличимы при уровне значимости 0.05 (табл. 6). Этот факт, а также сходство уравнений регрессий, описывающих корреляции роста осей разных порядков, позволяют утверждать, что оси одного порядка растут по одинаковой количественной программе по крайней мере в фазе 5 «нормального» хода роста, которая определяет большое сходство их приростов.

На основании результатов нашего исследования можно сделать следующие выводы.

1. Рост оси может быть описан «нормальным» ходом роста или его частью, который в норме имеет 5 фаз.

2. Развитие осей *Pinus sylvestris* определяется их порядком, временем заложения и фазой развития материнского побега, в которой он находится в момент образования дочерних структур. При этом под фазой развития понимаются выделенные нами этапы «нормального» роста оси. Это приводит к присутствию на ветви осей с разным циклом развития.

3. Оси одного порядка растут по сходному количественному закону, что обеспечивает постоянство соотношения приростов осей разных порядков, отражающих их коррелятивный рост.

4. В конце фазы 5 оси 1-го порядка происходит перевершинивание, в результате которого начинают лидировать оси 2-го порядка. Чем позже заложены оси 1-го порядка, тем чаще они перевершиниваются. Таким образом, на стволе закладываются качественно разные оси 1-го порядка.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артемов В. А. Морфогенез репродуктивных органов и цветение у *Pinus sylvestris* // Вопросы экологии сосняков Севера. Сыктывкар, 1972. С. 38—43.

Артемов В. А. Морфогенез побегов *Pinaceae* // Науч. докл. Коми фил. АН СССР. Сыктывкар, 1976. Вып. 24. С. 56.

Артемов В. А. Морфогенез вегетативных побегов сосны // Эколого-биологические основы повышения продуктивности таежных лесов европейского Севера. Л., 1981. С. 87—92.

Аткин А. С., Аткина Л. И. Продуктивность лесных фитоценозов // Факторы продуктивности леса. Новосибирск, 1989. С. 4—32.

Гатцук Л. Е. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне // Успехи экологической морфологии растений. М., 1994. С. 18—20.

Гатцук Л. Е., Шафранова Л. М. Растение как пространственно-временная метамерная система // Там же. 1994. С. 6—8.

Грудзинская И. А. О периодичности развития (побегообразование у дуба) // Итоги и перспективы развития растений. 1959. С. 82—102.

Грудзинская И. А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 7. С. 968—978.

Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарников. М., 1977. 160 с.

Минина Е. Г., Муратов Ю. М. Геотропические движения как первичный фактор формирования кроны у лесных пород // Изменчивость древесных растений Сибири. Красноярск, 1974. С. 133—151.

Минина Е. Г., Третьякова И. Н. Геотропизм и пол у хвойных. Новосибирск, 1983. 200 с.

Морозов Г. Ф. Учение о лесе. М., 1949. 456 с.

Побединский А. В. Сосновые леса средней Сибири и Забайкалья. М., 1965. 266 с.

Привалов Г. Ф. Формы сосны в лесной опытной даче Сибирского отделения АН СССР // Изв. СО АН СССР. 1960. Т. 150. № 3. С. 88—92.

Пшеничникова Л. С. Продуктивность сосновых молодняков разной густоты // Факторы продуктивности леса. Новосибирск, 1989. С. 36—53.

Сабинин Д. А. Физиология развития растений. М., 1963. 196 с.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 391 с.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.

Скупченко В. Б. Морфофункциональная характеристика почек ели, сосны, лиственницы и пихты в подзоне средней тайги Коми АССР // Биологические исследования на северо-востоке европейской части СССР. Сыктывкар, 1974. С. 47—53.

Скупченко В. Б., Артемов В. А. Заложение и формирование макростробилов ели и сосны // Эколого-биологические основы повышения продуктивности таежных лесов европейского Севера. Л., 1981. С. 147—155.

Хохряков А. П., Мазуренко М. Т. Эволюция типов побегов у жимолостных // Бюл. Гл. Бот. сада. 1968. Вып. 70. С. 64—69.

Цельникер Ю. Л., Малкина И. С., Ковалев А. Г., Чморк С. Н., Мамаев В. В., Молчанов А. Г. Рост и газообмен CO_2 у лесных деревьев. М., 1993. 256 с.

Чепик Р. А. Особенности формирования и строения побегов у *Pinus sylvestris* // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 3. С. 679—687.

Якшина А. М., Чарыкова Л. А. Строение кроны по порядкам ветвления у сосны обыкновенной в культурах разной густоты // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 4. С. 33—41.

Baskerville G. L. Dry matter production in immature balsam fir stands. New York, 1956. (Forest Scince Monographs. Vol. 9).

Edelin C. Nouvelles donnee's sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de plant d'organisation' l'arbre biologie et developpement // Actes du 2 Colloque international fur l'arbre Montpellier 10—15 Septembre 1990. Naturalia Monspeliencia, 1991. P. 305—319.

Ford E. D., Avery A., Ford R. Simulation of growth in the *Pinaceae*: interactions of morphology, phenology, foliage // J. Theor. Biol. 1990. N 1. P. 31—37.

Ford R., Ford E. D. Structure and basic equations of a simulator for branch growth in the *Pinaceae* // J. Theor. Biol. 1990. N 1. P. 57—62.

Halle F. The concept of architectural models in vascular plants // XII Международный бот. конгресс. Тез. докл. Л., 1975. Т. 1. С. 216.

Halle F. Modular growth in seed plants // Phil. Trans. R. Soc. Lond. 1986. Vol. B 313. P. 77—87.

Halle F., Oldeman R. A. A. Essai sur l'architecture et dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson; Paris, 1970. 178 p. (Coll. Monogr. Bot. Biol. Vég., Monographie 6).

Münch E. Investigation of the harmony of tree shape // Jahrb. Wiss. Bot. 1938. Bd 86. H. 4. P. 581—673.

Napp-Zinn K. Anatomie des Blattes. Blattenanatomie der Gymnospermen. Berlin, 1966. 343 S.

Ovington J. D. Dry matter production by *Pinus sylvestris* L. // Ann. Bot. Lond. N. S. 1957. N 2. P. 287—314.

Санкт-Петербургский государственный
университет

Получено 7 V 1996

SUMMARY

The development peculiarities and principles of simultaneous growth *Pinus sylvestris* L. of the shoot system of different level are considered in this article. The crown of the tree is understood as a system of subordinate modules. The modules are based the axis formed by successive annual increments of the meristem. The developmental cycle was revealed which either completely or partially describes the growth of the axis of any level. The level, the moment of emergence the developmental cycle phase of the maternal axis determine the growth character of the emergin axis. The axis of one level were shown to develop according to similar quantitative principles providing constancy of the ratio of increments for axes of different levels.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.632.2 : 551.782.1 (571.63)

© Б. И. Павлюткин

НАХОДКА ОСТАТКОВ БУКОВОГО ЛЕСА В ВЕРХНЕМИОЦЕНОВОЙ УСТЬ-СУЙФУНСКОЙ СВИТЕ ЮЖНОГО ПРИМОРЬЯ (ДАЛЬНИЙ ВОСТОК РОССИИ)

B. I. PAVLYUTKIN. THE FINDING OF BEECH FOREST REMAINS IN THE UST-SUIFUN FORMATION, SOUTHERN PRIMORYE (THE RUSSIAN FAR EAST)

В стратотипической местности усть-суйфунской свиты (бассейн р. Раздольная, Южное Приморье) найдены остатки (листья) букового леса. Приведены краткая характеристика флористического комплекса, его списочный состав и необходимые данные о принципиально важных растениях. В отличие от ранее выявленных усть-суйфунских флористических комплексов, не содержащих остатков буковых, указанный комплекс характеризуется обилием отпечатков листьев *Fagus palaeojaponica* и присутствием других представителей сем. *Fagaceae*. Этот буковый комплекс моложе ранее известных комплексов усть-суйфунской флоры. Его возраст оценивается концом позднего миоцена.

Флора усть-суйфунской свиты Южного Приморья (бассейн р. Раздольная) известна с 1930-х годов. Первоначально свита, как и содержащаяся в ней листовая флора, называлась суйфунской, но в 1950-х годах она была расчленена на верхнемиоценовую усть-суйфунскую и плиоценовую суйфунскую свиты (Решения..., 1958). Усть-суйфунская флора изучалась А. Н. Криштофовичем (1946), М. А. Барановой (1967), Т. Н. Байковской (1974). Сведения о ней приведены также в работе Р. С. Климовой (1983). Возраст флороносных слоев датировался либо поздним миоценом (Байковская, 1974), либо поздним миоценом с возможными отклонениями в средний миоцен и ранний плиоцен (Криштофович, 1946). В других районах Приморья аналогом усть-суйфунской флоры считается флора западного побережья оз. Ханка, а в Японии — флоры, объединенные в группу Митоку (Байковская, 1974; Аблаев и др., 1994), хотя, согласно официальной версии (Решения..., 1982), ханкайской флорой завершается ряд среднемиоценовых флор.

Отличительной особенностью флор, одновозрастных с усть-суйфунской, является обилие (а в большинстве местонахождений — преобладание) отпечатков молодых буков, рассматриваемых в последнее время в японской палеоботанической литературе (Uemura, 1988) в объеме двух видов: *Fagus palaeojaponica* Tanai et Onoe и *F. stuxbergii* (Nath.) Tanai. В ханкайской флоре бук представлен главным образом видом *F. chankaica* T. Alexeenko, морфологически сходным с *F. protojaponica* K. Suzuki (Красилов, Алексеенко, 1977).

В списках же усть-суйфунской флоры, в ее типовых местонахождениях (рис. 1), буковые до сих пор не фигурировали либо единичные их находки упоминались без описания. Различия в составе сравниваемых комплексов объяснялись экологическими факторами, а именно приуроченностью ранее известных захоронений усть-суйфунской флоры к приустьевой части высокопорядковой речной системы, на значительном расстоянии от прилегающих склонов, а бук, как известно, не характерен для долинных группировок низких пойменных уровней.

Но в 1995 г. автором в районе с. Вольно-Надеждинское (рис. 1) в верхних слоях усть-суйфунской свиты, сохраняющей здесь столь характерный для нее аллювиальный генезис, был обнаружен флористический комплекс, отличающийся от ранее извест-

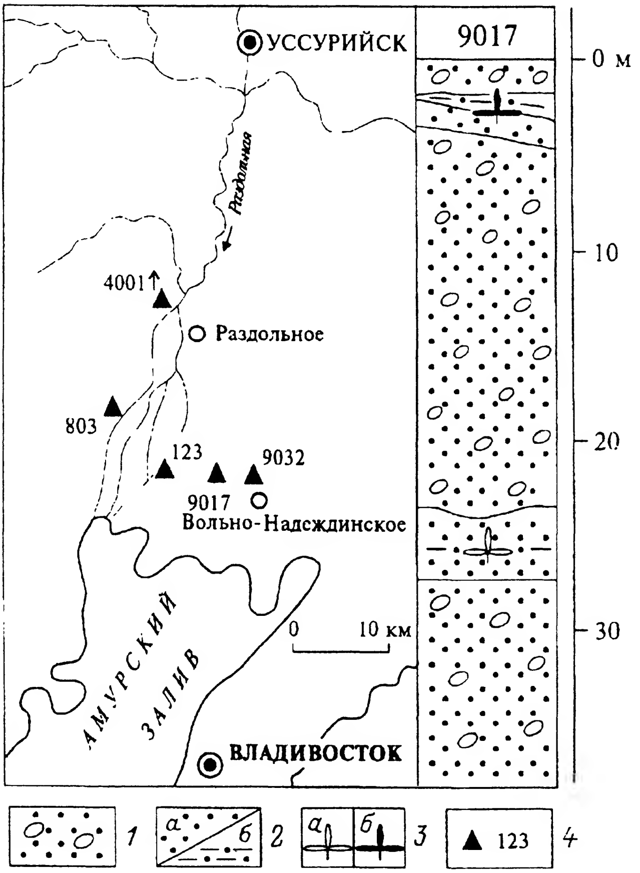


Рис. 1. Схема расположения местонахождений усть-суйфунской флоры и литологическая колонка по разрезу 9017.

1 — галечники с песчаным заполнителем; *2* — песчаники (*а*), туфоалевролиты (*б*); *3* — флоры: 9017-1 (*а*), 9017-2 (*б*); *4* — местонахождения.

ных комплексов усть-суйфунской флоры. В дальнейшем предлагается называть его буковым. В новом местонахождении (9017-2; рис. 1) флороносные слои представлены пачкой (1.6 м) грязно-желтых песчаников и «кофейных» туфоалевролитов, венчающих крупный аллювиальный ритм, сложенный галечниками. Остатки растений представлены отпечатками без участия ткани листа, по цвету они слабо отличаются от вмещающей породы; лишь незначительная часть их избирательно окрашена водными окислами железа и марганца в буровато-черный цвет. В ряде случаев такая окраска как бы оттеняет край листа, создавая впечатление ретуши.

Цельные или почти цельные отпечатки листьев получены из песчаникового слоя в основании пачки, но детали строения края листа и третичное жилкование плохо проявлены из-за грубого состава породы. Более отчетливые отпечатки добыты из туфоалевролитов, однако по причине растрескивания породы на щебнистые осколки еще в обнажении они фрагментарны.

Коллекция, состоящая из 320 экземпляров, предварительно обработана автором. Для тафоценоза характерна невысокая роль таксодиевых: встречены 2 веточки метасеквойи и 1 побег глиптостробуса. Сосновые представлены более обильно, но, как правило, отпечатки неопределимы даже до рода по упомянутой выше причине.

Систематический состав флоры 9017-2 (песчаниковый слой)*

Семейство	Виды растений	Число экз.
Pinaceae	*Pinus* cf. *miocenica* Tanai	1
	Pinus sp.	2
Taxodiaceae	*Metasequoia disticha* (Heer) Miki	2
	Glyptostrobus europaeus (Brongn.) Heer	1
Cercidiphyllaceae	*Cercidiphyllum crenatum* (Ung.) R. W. Brown	9
Hamamelidaceae	*Liquidambar miosinica* Hu et Chaney	1
Ulmaceae	*Ulmus drepanodonta* Grub.	21
	U. carpinoides Goepp.	21
	U. suifunensis Klimova	10
	U. protojaponica Tanai et Onoe	6
	Ulmus sp.	5
	Zelkova zelkovifolia (Ung.) Bůžek et Kotlaba	12
Fagaceae	*Fagus palaeojaponica* Tanai et Onoe	46
	F. chankaica T. Alexeenko	4
	Fagus sp.	11
	Castanea cf. *miomollissima* Hu et Chaney	2
	Quercus miovariabilis Hu et Chaney	6
	Q. sinomiocenicum Hu et Chaney	1
Betulaceae	*Alnus tiulinae* Iljinskaja et Pneva	6
	A. schmalhauseni Grub.	2
	Alnus sp.	13
	Betula kryshtofovichii Akhmet.	4
	B. palibinii Akhmet.	3
	B. onbaraensis Tanai et Onoe	1
	Carpinus subcordata Nath.	1
	Carpinus cf. *lanceolata* Akhmet.	5
	Ostrya oregoniana Chaney	40
	Corylus macquarrii (E. Forbes) Heer	2
	Corylus cf. *heterophylla* Fish. ex Trautv.	1
Juglandaceae	*Pterocarya japonica* (Tanai) Uemura	9
	Juglans sp.	2
	Carya sp.	5
Salicaceae	*Populus suaveolenoides* Baik.	1
	P. balsamoides Goepp.	8
	P. sanzugawaensis Huzioka et Uemura	1
	Populus sp.	3
	Salix cf. *varians* Goepp.	1
	Salix sp.	2
Clethraceae	*Clethra* sp.	4
Styracaceae	*Styrax* sp.	1
Rosaceae	*Sorbus hokiensis* Ozaki	1
	S. protoalnifolia Tanai et N. Suzuki	7
Leguminosae	*Wisteria fallax* (Nath.) Hizioka	1
Aceraceae	*Acer rotundatum* Huzioka	5
	Acer cf. *tegmentosum* Maxim.	1

Семейство	Виды растений	Число экз.
Hyppocastanaceae	*Aesculus* sp.	1
Cornaceae	*Cornus miowalteri* Hu et Chaney	1
Rhamnaceae	*Rhamnella elliptica* Akhmet.	1
	Ziziphus cf. *miojujuba* Hu et Chaney	1
	Всего 17 семейств, представленных 29 родами (49 таксонов)	295

Примечание. * В таблицу не включены образцы неясной или сомнительной систематической принадлежности, а также не определенные ближе семейства, представленного в таблице конкретными родами.

Более уверенно можно говорить лишь о присутствии *Pinus miocenica* Tanai, да и то со знаком «cf.».

В силу указанных обстоятельств в списочном составе флоры (см. таблицу) доминируют лиственные как по количеству таксонов, так и по обилию экземпляров. Они представлены обычным для усть-суйфунских местонахождений набором родов (представителей семейств *Betulaceae*, *Ulmaceae*, *Juglandaceae*, *Aceraceae*, *Salicaceae*, *Cercidiphyllaceae*, *Rosaceae*), но преобладают в данном тафоценозе остатки буковых, среди которых наиболее обилен *Fagus palaeojaponica* (46 экз., не считая большого числа фрагментов, не попавших в коллекцию). В значительно меньшем количестве присутствуют отпечатки *F. chankaica* Alexeenko и *Quercus miovariabilis* Hu et Chaney. 2 отпечатка отнесены к *Castanea* cf. *miomollissima* Hu et Chaney и 1 — к *Quercus sinomiocenicum* Hu et Chaney.

Данный тафоценоз по своей экологической структуре является смешанным: элементы долинных группировок существенно «разбавлены» растениями — обитателями прилегающих склонов, к числу которых традиционно относятся буковые. Из 48 таксонов (по результатам предварительной обработки) 25 либо присутствуют в усть-суйфунской флоре, либо представлены в ней близкородственными видами. Большинство других упоминалось Р. С. Климовой (1983) в списках локальных усть-суйфунских флор (по более ранним сборам автора). Это позволяет с достаточной уверенностью говорить об одновозрастности сравниваемых флор в интервале усть-суйфунского времени, но флора 9017-2 моложе (рис. 1, *3б*), судя по геологическому положению вмещающих ее слоев. В указанном разрезе стратиграфически ниже залегает пачка песчаников с усть-суйфунской флорой типового состава (комплекс 9017-1; рис. 1, *3а*), включающей представителей родов *Pinus*, *Metasequoia*, *Cercidiphyllum*, *Liquidambar*, *Ulmus*, *Zelkova*, *Betula*, *Carpinus*, *Ostrya*, *Pterocarya*, *Populus*, *Salix*, *Acer*, *Celastrus*, *Kalopanax*, *Vitis*. Все установленные виды известны в ранее изученных локальных усть-суйфунских флорах. В численном отношении преобладают виды родов *Ulmus*, *Pterocarya*, *Populus*, *Acer*. Из 183 экземпляров 2 определены как *Fagus* cf. *chankaica* и 1 отпечаток отнесен к *Castanea miomollissima* также со знаком «cf.».

Для типовых усть-суйфунских комплексов имеются радиометрические датировки по трекам: для гипостратотипа свиты с тремя флороносными слоями (местонахождение 4001; рис. 1) установлен абсолютный возраст 10.8 и 11.8 млн. лет (Павлюткин и др., 1985). Дополнительно для самого нижнего флороносного слоя усть-суйфунской свиты (местонахождение 803; рис. 1) по взятому автором образцу в Институте геологии АН УССР калий-аргоновым методом получен возраст 12.5±0.7 млн. лет.[1]

В то же время хорошо изученные североянонские позднемиоценовые флоры Tayama и Sanzugawa обеспечены радиометрическими датировками по трекам и калий-аргону, охватывающими временной диапазон 5—7 млн. лет (Uemura, 1988).

---

[1] Ответственный исполнитель Ф. И. Котловская.

Отсюда следует, что изученные до сих пор комплексы усть-суйфунской флоры имели, скорее всего, переходный средне-позднемиоценовый возраст, как это и допускал А. Н. Криштофович, в то время как буковый комплекс моложе. В хронологическом отношении он, вероятно, соответствует вышеупомянутым позднемиоценовым японским флорам, хотя последние заметно термофильнее из-за более южного географического положения.

В заключение необходимо отметить, что находка букового комплекса усть-суйфунской флоры, вполне сопоставимого с ханкайской флорой, служит дополнительным подтверждением ранее высказанного Т. Н. Байковской (1974) и А. Г. Аблаевым (1974) мнения об одновозрастности указанных флор в пределах усть-суйфунского времени.

Далее дано краткое описание растений — представителей семейства буковых, определяющих облик нового типа усть-суйфунской флоры.

Fagus palaeojaponica Tanai et Onoe

(табл. I, *1—4*)

F. palaeojaponica Tanai et Onoe, 1961, Rep. Geol. Surv. J., 187 : 35, tab. 7, fig. 3—5.

Вид выделен в составе миоцен-плиоценовых флор Onbara и Ningyo-toge.

Среди крупнолистных ископаемых буков (а именно к этой группе принадлежат листья из местонахождения 9017-2, достигающие в длину 15 см) в японской палеоботанической литературе чаще фигурируют 2 вида: *Fagus palaeojaponica* и *F. protojaponica*. T. Tanai, выделивший (в соавторстве с T. Onoe) *F. palaeojaponica* в качестве нового вида, затем без каких-либо комментариев перевел его в синонимику *F. protojaponica* (Tanai, 1961 : 308). Проведенная операция была зафиксирована в ряде более поздних работ (Tanai, Suzuki, 1965; Huzioka, Uemura, 1973). Однако не все японские палеоботаники согласились с этим. K. Ozaki (1979) и K. Uemura (1988) полагают, что речь идет о двух самостоятельных видах.

Для *F. palaeojaponica*, кроме крупных размеров листовой пластинки, характерен волнистый, волнисто-городчатый или почти ровный со слабо выдающимися зубчиками край. То же наблюдается и в листьях из кол. 9017-2, среди которых преобладают экземпляры узкояйцевидной, эллиптической и широколанцентной формы с листовым индексом более 200; значительно реже встречаются широкояйцевидные и ромбоидно-эллиптические листья, представленные в протологе (Tanai, Onoe, 1961) и в более поздних работах. Именно такая величина листового индекса присуща типовому материалу (Tanai, 1960 : 194; fig. 1—A). В то же время в более поздних работах (Tanai, 1972) величина листового индекса для *F. protojaponica* (включая и уже известные находки *F. palaeojaponica*) принимается в среднем равной 176. Разная величина листового индекса служит дополнительным аргументом в пользу самостоятельности видов *F. palaeojaponica* и *F. protojaponica*.

Распространение. Позднемиоценовые, миоцен-плиоценовые флоры Японии, флора усть-суйфунской свиты (буковый комплекс).

Материал. Кол. 9017-2, обр. 5, 6, 11, 14, 21, 23, 35, 42, 45, 46, 49, 53, 56, 59, 61—64, 81, 93, 100, 103, 120, 123, 127, 134, 144, 167, 168, 175, 184, 191, 204, 209, 217, 226, 229, 255, 258, 260, 268, 270, 274, 275, 291, 297.

Fagus chankaica T. Alexeenko

(табл. I, *5*; табл. II, *1*, *1a*)

F. chankaica T. Alexeenko, 1977, в: Палеоботаника на Дальнем Востоке: 15, табл. 4, фиг. 1—5, табл. 5, фиг. 1—6.

Вид выделен в составе ханкайской флоры Приморья. Его библиография и синонимика приведены в томе 2 «Ископаемые...» (1982) и в монографии А. Г. Аблаева с соавт. (1994).

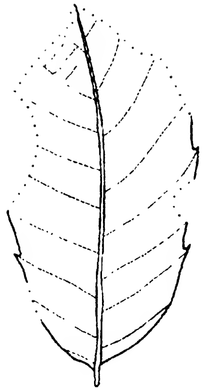


Рис. 2. *Castanea* cf. *miomollissima*. Кол. 9017-2, обр. 99, ×1.

Автор вида сближает его по форме листовой пластинки с ныне произрастающим североамериканским крупнолистным буком *F. grandifolia* Ehrh., отмечая в то же время сходство с ископаемым *F. protojaponica*. По наблюдениям И. А. Ильинской (личное сообщение), для *F. chankaica* характерны сближенные, несколько отогнутые кнаружи нижние боковые жилки, а зубцы начинаются уже с первой пары вторичных жилок, в то время как у *F. protojaponica* вторичные жилки в основании листа прямые, несближенные, зубцы же начинаются на одной половине выше окончания четвертой вторичной, а на другой половине выше второй боковой жилки. Это придает ему сходство с современным китайским буком *F. longipetiolata* Seem. Вышеуказанные признаки характерны для листьев из коллекции 9017-2, довольно изменчивых по форме, что, впрочем, и отражено в типовом материале вида. На противоотпечатке обр. 24 из кол. 9017-2 (табл. I, *5*) край листа оттенен узкой каймой ожелезнения, из-за которого не удалось высвободить из породы верхушки зубцов.

Распространение. Миоценовые флоры Краскино, ханкайская флора, усть-суйфунская флора (буковый комплекс).

Материал. Кол. 9017-2, обр. 24, 117, 177, 181.

Castanea cf. *miomollissima* Hu et Chaney

(табл. II, *4*; рис. 2)

C. miomollissima Hu et Chaney, 1940, Carn. Inst. Wash. Publ. 507 : 35, tab. 13, fig. 3.

Впервые вид установлен в Шаньваньской флоре Китая и в дальнейшем неоднократно упоминался многими палеоботаниками. Обширная синонимика и библиография его приведены в работе по миоценовым флорам о-ва Хоккайдо (Tanai, Suzuki, 1963). В коллекции 9017-2 обнаружены 2 неполных отпечатка, отнесенных к *C. miomollissima* по широкоокруглому слегка неравнобокому основанию, овально-эллиптической форме, дуговидности (хотя и слабо выраженной) боковых жилок в верхней части листа, уменьшению угла их отхождения снизу вверх и по редким третичным жилкам. В то же время из-за неполноты отпечатков точность диагностики приходится ограничивать знаком «cf.».

Распространение. Миоценовые флоры Приморья (включая ханкайскую), Сахалина, Японии, Китая.

Материал. Кол. 9017-2, обр. 99, 297.

Quercus miovariabilis Hu et Chaney

(табл. II, *2*, *2a*, *3*)

Q. miovariabilis Hu et Chaney, 1940, Carn. Inst. Wash. Publ. 507 : 36, tab. 15, fig. 5.

Вид выделен в позднемиоценовой (ныне среднемиоценовой) Шаньваньской флоре Китая. Его синонимика и библиография приведены в томе 2 «Ископаемые...» (1982).

По характерным признакам (продолговатость листовой пластинки, почти параллельность сторон на значительном протяжении в средней части листа, большое (около 20) число пар вторичных жилок) наши листья вполне укладываются в объем вида.

Распространение. Среднемиоценовые флоры Шаньваня, Утто, Огуни, Реттиховки, Краскино, средне(верхне?)миоценовая ханкайская флора, усть-суйфунская флора (буковый комплекс).

Материал. Кол. 9017-2, обр. 110, 122, 123, 195, 211, 212.

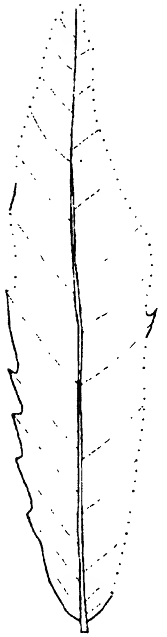


Рис. 3. *Quercus sinomiocenicum*. Кол. 9017-2, обр. 222, ×1.

Quercus sinomiocenicum Hu et Chaney

(рис. 3)

Q. sinomiocenicum Hu et Chaney, 1940, Carn. Inst. Wash. Publ. 507 : 37, tab. 14, fig. 7.

Вид выделен в составе Шаньваньской флоры Китая. В коллекции 9017-2 обнаружен лишь 1 неполный, слабо выделяющийся на поверхности породы отпечаток листа дуба, отнесенный к *Q. sinomiocenicum* по характерному клиновидному основанию, резко выраженной неравномерности интервалов отхождения боковых жилок при значительном увеличении их в средней части пластинки, что характерно для голотипа, а также по строению зубцов.

Примечание. Включенный в протолог лист, изображенный в табл. 15, фиг. 7, позднее переведен в *Quercus miovariabilis* (Ископаемые..., 1982 : 99).

Распространение. Миоценовые флоры Японии, Приморские флоры Краскино, Реттиховка ханкайская, усть-суйфунская (буковый комплекс).

Материал. Кол. 9017-2, обр. 222.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 95-05-15309а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аблаев А. Г. Об угленосных свитах палеогена юго-западного Приморья // Вторая дальневосточная геологическая конференция геологов-угольщиков. Тез. докл. Владивосток, 1974. С. 38—40.

Аблаев А. Г., Тащи С. М., Васильев И. В. Миоцен Ханкайской впадины Западного Приморья. Владивосток, 1994. 168 с.

Байковская Т. Н. Верхнемиоценовая флора Южного Приморья. Л., 1974. 136 с.

Баранова М. А. Новые данные по верхнемиоценовой флоре Приморья // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 1. С. 53—61.

Ископаемые цветковые растения СССР. Л., 1982. Т. 2. 216 с.

Климова Р. С. Миоценовая флора и фитостратиграфические горизонты Приморского края // Палеоботаника и стратиграфия Востока СССР. Владивосток, 1983. С. 65—76.

Красилов В. А., Алексеенко Т. М. Смена растительных сообществ в палеогене и неогене Южного Приморья // Палеоботаника на Дальнем Востоке. Владивосток, 1977. С. 7—17.

Криштофович А. Н. Миоценовые растения из суйфунской свиты Уссурийского края // Бот. журн. 1946. Т. 31. № 4. С. 7—34.

Павлюткин Б. И., Климова Р. С., Царько Е. И. Новые данные по фитостратиграфии и палеогеографии позднего миоцена Юго-Западного Приморья // Сов. геол. 1985. № 2. С. 47—55.

Решения Межведомственного стратиграфического совещания по выработке унифицированных стратиграфических схем для Дальнего Востока (Хабаровск, 1956 г.). М., 1958. 51 с.

Решения Третьего межведомственного стратиграфического совещания по докембрию и фанерозою Дальнего Востока СССР (Владивосток, 1978 г.). Магадан, 1982. 183 с.

Hu H. H., Chaney R. W. A Miocene flora from Shantung province, China. Pt I // Carn. Inst. Wash. Publ. 1940. N 507. P. 1—82.

Huzioka K., Uemura K. The Late Miocene Miyata flora of Akita prefecture northeast Honshu, Japan // Bull. Nath. Sci. Mus. Tokyo. 1973. Vol. 16. N 4. P. 661—738.

Ozaki K. Late Miocene Tatsumitoge flora of Tottori prefecture, southwest Honshu, Japan. Pt I // Sci. Rep. Yokohama Nath. Univ. 1979. Sec. 2. N 26. P. 31—56.

Tanai T. On the fossil beech leaves from the Ningyo-toge area, in Chugoku district, Japan // Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan. 1960. N 37. P. 193—200.

Tanai T. Neogene floral change in Japan // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. 1961. Ser. 4. Vol. 11. N 2. P. 119—298.

Tanai T. Tertiary history of vegetation in Japan // Floristics and palaeofloristics of Asia and Eastern North America. Amsterdam; London; New York, 1972. P. 235—255.

Tanai T., Onoe T. A Mio-Pliocene flora from the Ningyo-toge area on the border between Tottori and Okayama prefecture, Japan // Geol. Surv. Japan. Rep. 1961. N 187. P. 1—62.

Tanai T., Suzuki N. Miocene floras of southwestern Hokkaido, Japan. Pt II // Tertiary floras of Japan (Coll. Assoc. Commen. 80th Anniv. Geol. Surv. Japan). 1963. P. 97—149.

Tanai T., Suzuki N. Late Tertiary floras from northeastern Hokkaido, Japan // Palaeont. Soc. Japan. Spec. Pap. 1965. N 10. P. 1—117.

Uemura K. Late Miocene floras in northeast Honshu, Japan // Nath. Sci. Mus. Tokyo, 1988. P. 1—174.

Дальневосточный геологический институт ДВО РАН
Владивосток

Получено 5 IV 1996

SUMMARY

The remains (leaves) of beech forest were excavated from Ust-Suifun flora in the stratotype locality, Razdolnaya River, Southern floristic Primorye. A brief characteristics of floristic complex including the complete list of species, the other data on the main floristic components are given. As compared with the Ust-Suifun complexes described earlier the new complex contains abundant *Fagus palaeojaponica* leaves and other members of the *Fagaceae*. This beech complex is younger than Ust-Suifun ones, its age is determined to be within Late-Late Miocene.

УДК 582.632.1 : 630*164.4 : 581.815 : 576.311 : 581.134

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 9

© Л. Л. Новицкая

О ВОЗМОЖНОЙ ПРИЧИНЕ ФОРМИРОВАНИЯ СТРУКТУРНЫХ АНОМАЛИЙ СТВОЛА КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

L. L. NOVITSKAYA. ABOUT A POSSIBLE CAUSE OF FORMATION OF KARELIAN BIRCH TRUNK STRUCTURAL ABNORMALITIES

Проведен сравнительный светооптический и электронно-микроскопический анализ комплекса тканей ствола березы повислой *Betula pendula* var. *pendula* (с обычной прямослойной древесиной) и карельской березы *B. pendula* var. *carelica* (в зонах формирования узорчатой древесины). Показано, что в отличие от березы повислой, у которой, за исключением начала вегетации, в течение всего остального периода исследования деятельность камбия направлена главным образом на формирование ксилемы, у карельской березы формирование проводящих элементов ксилемы и флоэмы в разных участках ствола сменяет друг друга или вообще заменяется образованием вертикальной лучевой паренхимы. На основании данных цитологического анализа сделан вывод о том, что структурные особенности тканей ствола карельской березы могут определяться относительно высокими концентрациями сахарозы в проводящей флоэме и камбиальной зоне.

Ткани коры и древесины образуются, как известно, в результате деятельности камбия, поэтому вполне оправданным является мнение многих исследователей, что особенности структурных аномалий ствола карельской березы связаны с активностью этой латеральной меристемы. Так, в некоторых публикациях (Яковлев, 1949; Ruden, 1954; Johnsson, 1974; Любавская, 1975, и др.) указывается на ослабление активности камбия у этой березы по сравнению с березой повислой *B. pendula* var. *pendula* и наличие локальных нарушений в его деятельности; упоминается также возможность отмирания отдельных участков камбия (Алексеева, 1962; Дрейман, 1974). Несмотря на многочисленные публикации, в которых рассматриваются различные аспекты формирования узорчатой древесины, до сих пор было предпринято лишь одно электронно-микроскопическое исследование тканей ствола карельской березы (Барильская, 1978, 1979). Основу его составляла цитологическая характеристика аномальной древесины и структурных отклонений в камбии в связи с ее образованием. В частности, было показано, что клетки камбия повислой и карельской берез имеют сходную ультраструктуру и испытывают однотипные преобразования в течение годичного цикла. В то же время у карельской березы отдельные участки камбиального цилиндра претерпевают сильные видоизменения за счет быстрого увеличения числа лучевых инициалей.

Анализ имеющихся данных свидетельствует о том, что у карельской березы оказались практически не исследованы образование камбием флоэмы и соответственно ее структурные особенности, от которых в свою очередь может зависеть камбиальная активность. Ведь по флоэме осуществляется транспорт продуктов фотосинтеза к местам их потребления и, в частности, в камбиальную зону, являющуюся в период утолщения ствола одним из основных акцепторов ассимилятов. В связи с этим нами был проведен электронно-микроскопический анализ комплекса тканей «флоэма—камбий—ксилема» в аномальных участках вторичного проводящего цилиндра ствола карельской березы. Цель исследования заключалась в выявлении возможной взаимосвязи между структурно-функциональными особенностями проводящей флоэмы и образующей деятельностью камбия.

Материал и методика

Исследования проводили в сравнительном аспекте, поэтому объектами изучения являлись береза повислая *Betula pendula* Roth. var. *pendula* с обычной прямослойной древесиной и береза карельская *B. pendula* var. *carelica* (Mercl.) Hämet-Ahti с ярко выраженной узорчатой текстурой древесиной. В дальнейшем, для удобства изложения эти березы будут обозначаться как карельская береза и обычная береза.

Опытные деревья произрастали в одинаковых условиях на Агробиологической станции Карельского научного центра РАН. Возраст деревьев — 20 лет. Подбирали по 3 дерева с узорчатой и безузорчатой древесиной.

Образцы брали из глубоких высечек ствола, сделанных на высоте 1.3 м от поверхности почвы в периоды пробуждения (вторая половина мая) и активной деятельности камбия (середина июня—начало июля). У карельской березы образцы вырезали из шаровидных утолщений ствола, характеризующихся наибольшей насыщенностью рисунка древесины. С каждого дерева брали по 3 высечки в точках, являющихся вершинами равнобедренного треугольника в поперечной плоскости сечения ствола. Для световой микроскопии из высечек вырезали кубические блоки со стороной 4 мм, включающие комплекс тканей «проводящая флоэма—камбиальная зона—молодая ксилема». Для электронной микроскопии из той же зоны ствола вырезали блоки со стороной 1 мм. При отборе образцов часто происходило отделение тканей коры от древесины, поэтому тщательному микроскопическому анализу подвергали зону разделения тканей как на обнаженной поверхности древесины, так и на внутренних слоях коры.

Материал фиксировали по стандартной методике с использованием 3%-го раствора глутаральдегида и 2%-й осмиевой кислоты. После обезвоживания и заключения в эпон на ультратоме LKB-IV изготавливали полутонкие и ультратонкие срезы. Срезы для световой микроскопии окрашивали водным раствором сафранина. Ультратонкие срезы контрастировали цитратом свинца и уранилацетатом. Снимки получали на электронном микроскопе ПЭМ-100.

Интерпретация данных, касающихся ультраструктуры флоэмы, осуществлена на основе обзоров Ю. В. Гамалея (1973, 1980, 1981).

Результаты и обсуждение

В период исследований весенняя реактивация камбия в стволе изучаемых берез была отмечена во второй декаде мая. С анатомической точки зрения этот процесс подразделяется на 2 этапа: 1) увеличение радиальных размеров камбиальных клеток; 2) начало деления клеток (Эсау, 1969). Как и у многих рассеяннопоровых покрытосеменных (Evert, 1963; Zimmerman, Brown, 1971), у березы начало вегетации связано с дифференциацией в камбиальной зоне элементов флоэмы. Собственно камбиальные клетки в этот период еще неактивны, тогда как флоэмные элементы, непосредственно прилегающие к камбию и зимовавшие в недифференцированном состоянии, начинают вакуолизироваться и увеличиваться в объеме. Несколько позднее происходят первые периклинальные деления камбиальных инициалей.

Как показали наши наблюдения, большинство новых клеток у обеих берез откладывалось в сторону флоэмы. Интенсивное формирование ксилемы начиналось тогда, когда уже имелось значительное количество дифференцированной флоэмы. В данном случае нельзя не согласиться с существующей точкой зрения (Zimmermann, Brown, 1971), что такая модель клеточных делений, очевидно, связана с необходимостью эффективной мобилизации и перераспределения питательных веществ, запасенных в коре, для обеспечения активных ростовых процессов после выхода дерева из состояния покоя.

Микроскопический анализ показал, что на протяжении всего периода исследования отделение коры от древесины у карельской и обычной берез проходило по-разному. У обычной березы, за исключением начала вегетации, имело место относительно ровное разделение тканей по молодым сильно оводненным элементам ксилемы. Иная картина наблюдалась у карельской березы. Здесь в период активной деятельности камбия зона разрыва была очень неровной: на поперечных срезах участки ствола, где разделение тканей прошло по глубоким слоям дифференцирующейся ксилемы, довольно резко сменялись участками, где разрыву подвергались формирующиеся ситовидные трубки флоэмы. На световых срезах площадью примерно 4 × 4 мм иногда можно было встретить по 2—3 таких перехода. Наряду с этим были отмечены зоны частичного разделения тканей по флоэме, т. е. отделение коры от древесины прошло по молодой ксилеме, но с флоэмной стороны камбиальной зоны также обнаруживался слой клеток с разорванными оболочками. Приведенные данные позволили сделать предварительный вывод: в то время как у обычной березы высокая активность ростовых процессов наблюдалась исключительно со стороны ксилемной части камбиальной зоны, у карельской березы в некоторых участках ствола шло одновременное интенсивное формирование элементов как ксилемы, так и флоэмы.

Ультраструктурные исследования подтвердили данную точку зрения. У обычной березы в зоне проводящей флоэмы можно было видеть 2—3 ряда ситовидных элементов, полости которых выглядели почти пустыми, за исключением редких крахмальных включений и фибриллярного материала в зоне ситовидных перегородок (табл. I). Первые являются специфическим крахмалом ситовидных трубок, представляющим собой плотные скопления мелких зерен; второй — флоэмным белком (Ф-белок), структурированным в виде микрофибрилл, ориентированных вдоль отверстий ситовидных пластинок. Особенности тонкой организации проводящих элементов указывали на то, что это зрелые ситовидные трубки, активно участвующие во флоэмном транспорте веществ. Сформированы они были, очевидно, в начале вегетационного периода. Флоэмная часть камбиальной зоны состояла из 2—3 слоев клеток, находящихся на первых этапах дифференциации. Таким образом, можно было заключить, что после переориентации камбиальной активности в сторону ксилемы эта тенденция у обычной березы в течение периода исследования сохранялась.

На препаратах тканей карельской березы в некоторых случаях можно было наблюдать картину, аналогичную описанной выше для обычной березы. В то же время на других участках ствола состояние тканей было иным. Здесь во флоэме наряду со зрелыми ситовидными элементами было отмечено значительное количество молодых ситовидных трубок (табл. II). Они были расположены между завершившими дифференциацию проводящими элементами и камбиальной зоной. На их недавнее происхождение указывали: 1) промежуточные стадии деградации компонентов цитоплазмы; 2) наличие крупных Ф-белковых тел; 3) присутствие некоторого числа сохранившихся пластид; 4) содержание большого количества крахмала, часть которого продолжала оставаться внутри неутративших оболочки амилопластов. В камбиальной зоне наблюдались слои новых ситовидных элементов, отражающие последовательные стадии их созревания.

Необходимо отметить, что на препаратах тканей карельской березы, на которых были обнаружены активное заложение и дифференциация проводящих элементов флоэмы, внутренний (обращенный к центру ствола) край среза в одних случаях проходил по увеличивающимся в объеме флоэмным производным камбия, в других — по формирующимся клеткам ксилемы. Основная масса последних находилась на стадии автолиза цитоплазматического содержимого, что соответствует максимальному растяжению клеток и переходу к формированию вторичной оболочки (Гамалей, 1972). Иногда на препаратах сохранялась ксилемная часть камбиальной зоны, но в то же время с ее флоэмной стороны четко выделялся слой клеток с разорванными оболочками и остатками протопластов. Таким образом, цитологические исследования подтвердили вывод о том, что в данных образцах происходила активная дифференциация как элементов ксилемы, так и элементов флоэмы.

Как уже было указано, молодые ситовидные трубки карельской березы имели важную особенность: они содержали большое количество крахмала, который иногда буквально «забивал» полость проводящего элемента (табл. II, *1*, *2*).

Известно, что основной транспортной формой углеводов у березы повислой является сахароза. На протяжении большей части периода вегетации она является единственным сахаром березового флоэмного эксудата, только осенью здесь появляются незначительные количества рафинозы и стахиозы (Колесниченко, 1985). Одним из проявлений механизма поддержания концентрации сахарозы в проводящих путях на определенном уровне служит ее временное превращение в крахмал в амилопластах ситовидных элементов. Накопление значительных количеств крахмала в ситовидных трубках свидетельствует о появлении здесь избыточного количества сахарозы (Курсанов, 1976).

Таким образом, можно заключить, что проводящая флоэма карельской березы содержит участки, где создается достаточно высокий уровень транспортной сахарозы, часть которой вынужденно переводится в запасную форму углеводов в виде крахмала. Причины колебаний в содержании сахарозы могут быть разными, но поскольку основным акцептором углеводов в период активной деятельности камбия является камбиальная зона, скорее всего это служит сигналом того, что не вся имеющаяся в данном участке ствола сахароза способна метаболизироваться в процессе камбиальной деятельности. Это подтверждается и тем фактом, что в отличие от обычной березы, у которой в паренхимных клетках проводящей флоэмы в период активного роста почти не содержится запасных питательных веществ (табл. I), в паренхимных клетках проводящей флоэмы карельской березы накапливаются значительные количества липидов и фенолов (танинов) (табл. II, *3*, *4*). Известно, что синтез тех и других может быть связан с сахарозой через различные системы метаболических реакций.

Показано (Wilson, 1984), что сахарозу, благодаря ее сильному морфогенетическому эффекту, следует рассматривать как «гормоноподобное» вещество. Вместе с ауксином она способна индуцировать образование элементов ксилемы и флоэмы, причем концентрации сахарозы, необходимые для образования ситовидных элементов, значительно выше, чем для формирования трахеальных элементов. Более того, при повышении концентрации до определенного уровня сахароза способна подавлять как деятельность камбия, так и дифференциацию проводящих тканей. С другой стороны, ее накопление стимулирует образование запасающих тканей, основу которых, как известно, составляют паренхимные клетки (Курсанов, 1976).

Учитывая вышесказанное, можно предположить, что в проводящей флоэме, а следовательно, и в камбиальной зоне карельской березы концентрация сахарозы подвержена значительным колебаниям. В одних участках она примерно такая же, как и у обычной березы, т. е. ее величина соответствует активному образованию элементов ксилемы, и, следовательно, формируется выпуклая часть годичного кольца. В других участках она достигает довольно высокого уровня. В данном случае возможны 3 варианта: 1) концентрация сахарозы благоприятна для образования как трахеальных, так и ситовидных элементов; здесь идет формирование и ксилемы, и флоэмы, в результате чего появляется легкий прогиб годичного кольца; 2) концентрация сахарозы стимулирует образование только ситовидных элементов; прогиб годичного кольца углубляется; 3) концентрация сахарозы превышает некий критический уровень, в результате чего формирование проводящих элементов подавляется; в этих участках идет заложение широких аномальных сердцевинных лучей, состоящих из большого числа запасающих клеток паренхимы, и формируется килевидное углубление коры в древесину.

Одним из основных путей метаболизации сахарозы у древесных растений является синтез лигнина и полисахаридов клеточной стенки. Из вышесказанного становится также понятным, почему в отличие от обычной березы, у которой склерификация паренхимы наблюдается только в зоне непроводящей флоэмы на значительном удалении от камбия, у карельской березы образование гигантских склереид с толстыми лигнифицированными оболочками происходит непосредственно в прикамбиальной зоне флоэмы. Очевидно, это является одним из механизмов выведения из обмена избыточного количества скапливающихся здесь ассимилятов.

Таким образом, на основании представленного в данной статье материала можно сделать следующие основные выводы.

1. Формирование структурных аномалий ствола карельской березы несомненно связано с особенностями деятельности камбия и дифференциации камбиальных производных.

2. На эти процессы большое влияние оказывают поступающие в камбиальную зону ассимиляты, основной транспортной формой которых у березы является сахароза.

3. В проводящей флоэме карельской березы в период активной деятельности камбия накапливаются запасные питательные вещества, что свидетельствует о наличии здесь избыточного количества ассимилятов.

4. Большое количество крахмала в ситовидных трубках указывает на локальные зоны высоких концентраций сахарозы в транспортных путях, накопление липидов и танинов в паренхимных клетках проводящей флоэмы тоже так или иначе связано с поступающей сюда сахарозой.

5. Учитывая известный морфогенетический эффект сахарозы, можно предположить, что ее высокие концентрации в некоторых участках камбиальной зоны карельской березы вызывают переориентацию дифференциации основной массы производных камбия от ксилемных элементов в сторону образования проводящих элементов флоэмы или запасающей паренхимы в виде тяжей вертикальной паренхимы и широких аномальных сердцевинных лучей.

6. Часть избытка ассимилятов выводится из обмена путем образования крупных склереид с толстыми лигнифицированными оболочками.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеева А. И. Диагностические признаки древесины карельской березы // Лесн. журн. 1962. № 3. С. 33—37.

Барильская Л. А. Структурный анализ узорчатой древесины карельской березы // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 6. С. 805—811.

Барильская Л. А. Сравнительный структурный анализ древесины березы повислой и карельской березы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1979. 24 с.

Гамалей Ю. В. Цитологические основы дифференциации ксилемы. Л., 1972. 145 с.

Гамалей Ю. В. Ф-белок в ситовидных клетках хвойных (по данным электронной микроскопии) // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 7. С. 981—987.

Гамалей Ю. В. Флоэма // Атлас ультраструктуры растительных тканей. Петрозаводск, 1980. С. 187—220.

Гамалей Ю. В. Структура и развитие клеток флоэмы. I. Ситовидные элементы // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 8. С. 1081—1098.

Дрейман Э. А. Некоторые количественные данные строения древесины 4-летних карельских и бородавчатых берез // Тр. Латв. с.-хоз. акад. 1974. Вып. 82. С. 32—41.

Колесниченко В. М. Динамика содержания и превращения ассимилятов у древесных растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 1985. 22 с.

Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении. М., 1976. 646 с.

Любавская А. Я. Карельская береза и ее место в системе рода *Betula* // Тр. Ин-та экол. растений и животных УНЦ АН СССР. 1975. Вып. 91. С. 53—59.

Эсау К. Анатомия растений. М., 1969. 564 с.

Яковлев Ф. С. Анатомическое строение ствола карельской березы // Изв. Карело-Фин. науч.-исслед. базы АН СССР. 1949. № 1. С. 3—19.

Evert R. F. The cambium and seasonal development of the phloem of *Pyrus malus* // Amer. J. Bot. 1963. Vol. 50. N 2. P. 149—159.

Johnsson H. Genetic characteristics of *Betula verrucosa* Ehrh. and *B. pubescens* Ehrh. // Analiza sumarstvo. 1974. Vol. 6. N 4. P. 91—133.

Ruden T. Om valbjørk og endel andre unormale veddannelser hos bjørk // Medd. F. Det. norske Skogforsøksv. 1954. T. 43. S. 451—505.

Wilson W. J. Control of tissue patterns in normal development and in regeneration // Positional controls in plant development. Cambridge, 1984. P. 225—280.

Zimmermann M. H., Brown C. L. Trees — structure and function. Berlin, 1971. 336 p.

Институт леса КНЦ
Петрозаводск

Получено 13 VI 1996

SUMMARY

Comparative light and electron microscopic analyses of tissue complexes in the trunk of *Betula pendula* Roth. var. *pendula* with normal straight-layered wood and in the trunk of Karelian birch (*Betula pendula* var. *carelica*) in the zones of patterned wood formation have been performed. It has been shown that in *Betula pendula* var. *pendula*, the cambium produces xylem except for the beginning of the vegetative period. On the contrary, in different parts of the trunk of Karelian birch, the formation of xylem and phloem conductive elements ulterwate or even replaced by the formation of storage parenchima. Cytological analysis suggests that the structural features trunk of tissues in Karelian birch can depend on comparatively high concentrations of saccharose in conductive phloem and cambial zone.

УДК 581.331.2 : 581.162.31 : 582.734 (235.211)

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 9

© А. А. Мамадризохонов, Г. Р. Рахмихудоев, И. К. Конунов, Т. М. Саодаткадамова

ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ ПЫЛЬЦЫ И САМООПЫЛЯЕМОСТЬ *ROSA HUNTICA* И *ROSA BEGGERIANA* (*ROSACEAE*) В УСЛОВИЯХ ГОРНОГО БАДАХШАНА (ПАМИР)

A. A. MAMADRIZOKHONOV, G. R. RAKHMIKHUDOEV, I. K. KONUNOV, T. M. SOADATKADAMOVA. POLLEN VITABILITY AND SELF-FERTILIZATION CAPACITY OF *ROSA HUNTICA* AND *ROSA BEGGERIANA* (*ROSACEAE*) IN MOUNTAINOUS BADAKHSHAN (PAMIR)

В результате исследований двух памиро-алайских видов *Rosa* (*R. huntica* и *R. beggeriana*) установлены оптимальный период жизнеспособности пыльцы и лучший метод хранения пыльцы, а также наличие у этих растений способности к самоопылению.

Цель данной работы — выявление жизнеспособности пыльцы и возможности самоопыления у памиро-алайских видов шиповника *Rosa huntica* Chrshan. и *R. beggeriana* Schrenk.

Материал и методика

Исследовали растения *R. huntica* и *R. beggeriana*, произрастающие на коллекционном участке Памирского биологического института АН Республики Таджикистан (2200—2320 м над ур. м.). Материал собирали в течение 1991—1994 гг.

Жизнеспособность пыльцы определяли по методике, предложенной В. А. Поддубной-Арнольди (1964) и И. Н. Голубинским (1974), путем проращивания пыльцы на искусственной питательной среде, состоящей из 1%-го раствора агар-агара и 15%-го раствора сахарозы.

Пыльцу для определения жизнеспособности собирали в 4 срока: 1) извлекали из закрытых бутонов; 2) из распускающихся цветков; 3) из только что раскрывшихся цветков; 4) из цветков через неделю после раскрытия. Затем на предметное стекло тонким слоем наносили заранее приготовленную среду, куда стряхивали пыльцу. Предметное стекло помещали в чашку Петри и выдерживали при комнатной температуре. Повторность опыта 4-кратная. Жизнеспособность пыльцы определяли путем подсчета числа проросших пыльцевых зерен.

Для исследования жизнеспособности пыльцы при разных способах и сроках хранения опыты проводили в 4 вариантах: собранную пыльцу хранили в холодильнике в плотно закрытой банке (1-й вариант); в дистиллированной воде в закрытой банке при комнатной температуре (2-й вариант); в обычной водопроводной воде в закрытой банке при комнатной температуре (3-й вариант); срезанные свежие ветви с только что открывшимися цветками помещали в банку с водой и держали при комнатной температуре в течение всего периода исследования, воду периодически меняли (4-й вариант). Общая продолжительность хранения пыльцы во всех вариантах достигала 2 мес. Жизнеспособность пыльцы измеряли каждые 15—20 дней.

Для выяснения возможности самоопыления на бутоны за 2—3 дня до раскрывания цветков надевали бумажные изоляторы на срок до 2 недель. Поскольку под каждым изолятором находилось по одному цветку, возможность перекрестного опыления полностью исключалась. Это исследование провели на 3 кустах *R. huntica* и 3 кустах *R. beggeriana*, на каждом кусте изолировали по 20 цветков. Анализ образовавшихся плодов проводили в сентябре. Цветки считали самоопылившимися, если от них были получены полноценные плоды.

Результаты и их обсуждение

В результате исследований было выяснено, что пыльца, извлеченная из закрытых бутонов, у *R. huntica* вообще не прорастала, а у *R. beggeriana* отмечено лишь 3 % проросших пыльцевых зерен. По мере раскрытия цветков число проросших пыльцевых зерен увеличивалось, что связано с созреванием пыльцы. Максимальная жизнеспособность наблюдалась у пыльцы, собранной из только что раскрывшихся цветков (*R. huntica* — 66 %, *R. beggeriana* — 77 %); у пыльцы, собранной через неделю после раскрытия цветков, число проросших пыльцевых зерен несколько уменьшилось (*R. huntica* — 54 %, *R. beggeriana* — 61 %). Следует отметить, что пыльца у *R. beggeriana* в целом более жизнеспособна, чем у *R. huntica*.

Разные способы и сроки хранения влияли на жизнеспособность пыльцы следующим образом.

Во всех вариантах опыта наиболее жизнеспособна свежесобранная пыльца. С увеличением срока хранения жизнеспособность пыльцы постепенно снижается.

Оптимальными для хранения пыльцы оказались условия 1-го варианта (в холодильнике в закрытой банке). При этом жизнеспособность пыльцы снижалась с 88 % у *R. huntica* и 94 % у *R. beggeriana* (15-й день хранения) до 52 и 63 % соответственно (60-й день). Удовлетворительно сохранялась пыльца в 4-м варианте опыта (жизнеспособность пыльцы снижалась от 59 % у *R. huntica* и 70 % у *R. beggeriana* (15-й день) до 11 и 19 % соответственно (60-й день). Наиболее низкие показатели жизнеспособности пыльцы наблюдались во 2-м и 3-м вариантах (2 % у *R. huntica* и 11 % у *R. beggeriana* на 15-й день; после 40 дней жизнеспособность полностью утрачивалась).

В результате наших наблюдений установлено, что гипантии разрастаются только у оплодотворенных цветков.

При изоляции цветков самоопыляемость у *R. beggeriana* составила в среднем 83 %, а у *R. huntica* — 48 %. Мы объясняем это тем, что *R. beggeriana* — высокогорный вид, адаптировавшийся к неблагоприятным условиям среды, когда из-за погодных условий отсутствует лёт насекомых-опылителей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голубинский И. Н. Биология прорастания пыльцы. Киев, 1974. 368 с.

Поддубная-Арнольди В. А. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М., 1964. 482 с.

Памирский биологический институт
АН Республики Таджикистан
Хорог

Получено 7 XII 1995

SUMMARY

The results of the investigations of pollen viability and self-fertilization capacity of two species from Pamir and Alai, *Rosa huntica* and *R. beggeriana* are presented. The optimal period of pollen viability under artificial conditions, the best wayof pollen storage and of self-fertilization capacity of these plants.

УДК 581.48 Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 9

© Т. А. Лобова

МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ СЕМЯН РОДОВ *ARGOPHYLLUM* И *COROKIA* (*ARGOPHYLLACEAE*)

T. A. LOBOVA. SEED MORPHOLOGY AND ANATOMY IN THE GENERA *ARGOPHYLLUM* AND *COROKIA* (*ARGOPHYLLACEAE*)

Проведено морфолого-анатомическое исследование семян 4 видов *Argophyllum* и 2 видов *Corokia*. Семена *Corokia* характеризуются веретеновидной формой, особой складкой семенной кожуры вокруг рубчика, вытянутым в отросток халазальным концом и семенным швом, в котором проходят 3—5 крупных ветвящихся проводящих пучков. У *Argophyllum* семена мелкие, округлые, со слабо развитым проводящим пучком в рафе. Семена у исследованных видов экзотестальные. Семенная кожура состоит из экзотесты, 1—2 слоев мезотесты и эндотесты. Клетки всех слоев часто с пористыми стенками и содержат дубильные вещества. Стенки клеток экзотесты *Argophyllum* значительно утолщены и соответствуют Erica-типу. У *Corokia* слой экзотесты в 2—3 раза тоньше, более мелкоклеточный, со слабым утолщением стенок с тенденцией к Reseda-типу (оба типа по F. Netolitzky, 1926). Поверхность семян *Argophyllum* крупноячеистая, *Corokia* — мелкоячеистая. Эндосперм слагается несколькими рядами крупных клеток. Запасные вещества — белки и масла, различающиеся по характеру отложения и локализации в клетках эндосперма. Зародыши исследованных родов варьируют по соотношению длины осевой части и семядолей; наиболее короткие семядоли характерны для *Corokia*.

Роды *Argophyllum* Forst. и *Corokia* A. Cunn. распространены в Австралии, Новой Зеландии, Новой Каледонии и на о-вах Тихого океана. Систематическое положение этих родов дискуссионно: *Argophyllum* обычно включают в семейства *Escalloniaceae* (Тахтаджян, 1966; Hutchinson, 1973) или *Saxifragaceae* s. l. (Schulze-Menz, 1964), а род *Corokia* помещают в *Cornaceae* (Cronquist, 1988) или выделяют в отдельное семейство (Dahlgen, 1980). А. Л. Тахтаджян в 1987 г. объединил *Argophyllum* с *Corokia* в сем. *Argophyllaceae*.[1] Семена этих растений изучены недостаточно. В литературе имеются краткие данные по форме семян, размеру зародыша, строению эндосперма, семенной кожуры и семязачатка *Corokia* (Engler, 1930; Mauritzon, 1933; Krach, 1976; Kapil, Bhatnagar, 1992). Данные о семенах *Argophyllum* очень скудны.

Выявленные морфологические и анатомические признаки строения семян могут быть полезными для систематики как отдельных родов, так и семейства в целом.

Материал и методика

Исследованы семена 6 видов из сем. *Argophyllaceae*: *Corokia collenetei* Riley (о-в Рапа, 1934 г., МО),[2] *C. buddleioides* A. Cunn. (Новая Зеландия, 1886 г., лист без номера, LE); *Argophyllum nitidum* Forst. (Новая Каледония, лист без номера, LE), *A. rufum* Vieill. (Новая Каледония, № 887, LE), *A. lejourdani* F. Muell. (лист без номера, LE), *A. laxum* Schltr. (Новая Каледония, 1906 г., лист без номера, LE).

Сухие семена предварительно размягчали в смеси спирт—глицерин—вода (1 : 1 : 1). Срезы толщиной 8—10 мкм готовили на замораживающем микротоме и проводили реакцию с I + KI, суданом III, хлорцинкиодом, сафранином (Прозина, 1960). Поверхность семян изучали с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) Jeol-35 по стандартной методике. Для описания поверхности семени использовали терминологию, предложенную W. Barthlott (1981). Рисунки выполняли с помощью рисовального аппарата РА-6.

Результаты и обсуждение

Семена *Argophyllum* субсферические, многогранные или овальные (в очертаниях), 0.5 × 0.5 мм, коричневые или темно-коричневые; семенной шов не различим (табл. I, *1*, *2*). Форма семян в зависимости от их расположения в многосемянной коробочке несколько варьирует. Микропиле располагается рядом с рубчиком, оба морфологически выражены. Поверхность семени крупноячеистая (табл. I, *1*). Очертания клеток эпидермы правильно гексагональные на дорсальной стороне (табл. I, *2*) и несколько удлиненные, вытянутые по направлению к микропиле и рубчику — на вентральной. Клетки между микропиле и рубчиком более мелкие (табл. I, *3*). Наружные периклинальные стенки (НПС) эпидермальных клеток слегка вогнуты, на вентральной поверхности семени образуют небольшие складки (табл. I, *6*); антиклинальные стенки (АС) прямые или изогнутые. Границы четкие, приподнятые, хорошо различимы срединные пластинки. Кутикула тонкая и гладкая (табл. I, *4*), лишь у семян *A. nitidum* присутствует мелкая зернистость (табл. I, *5*).

Семенная кожура представлена только тестой и состоит из 3 слоев клеток, лишь у *A. laxum* она 4-слойная (рис. 1, *1а*; 2, *3*; 3, *3*, *5*). Клетки экзотесты у всех видов крупные, прямоугольные на продольных и поперечных срезах. Внутренние периклинальные стенки (ВПС) этих клеток сильно утолщены, лигнифицированы, желто-коричневого цвета, пронизаны порами (рис. 1, *1а*, *1б*). АС и НПС, напротив, очень тонкие; НПС может образовывать выпячивания (вместе с небольшими участками клеточного содержимого), видимые с поверхности как складки (рис. 3, *3*). Клеточная полость узкая, часто с неправильными очертаниями, заполненная темно-коричневым пигментом; у *A. nitidum* она составляет около 1/10 высоты клетки (рис. 3, *5*), у *A. lejourdani* — до 1/3 (рис. 1, *1а*).

---

[1] Пока статья находилась в печати, была опубликована новая классификация цветковых растений А. Л. Тахтаджяна (1966), в которой эти роды рассматриваются в ранге отдельных монотипных семейств.

[2] Материал любезно предоставлен А. Л. Тахтаджяном.

Мезотеста имеет равномерно слабо утолщенные целлюлозные клеточные стенки с порами. У *A. lejourdani* и *A. rufum* она представлена слоем субэпидермы из мелких таблитчатых клеток с коричневыми стенками и узкой полостью более интенсивной окраски (рис. 1, *1а*; 2, *3*). В большинстве случаев клеточные стенки не видны, слой выглядит как сплошная коричневая полоса. У *A. nitidum* субэпидерма из крупных клеток без содержимого, с оболочками светло-желтого цвета (рис. 3, *5*). Мезотеста *A. laxum* из 2 слоев: мелкоклеточной субэпидермы с пигментом и подлежащего слоя крупных клеток без пигмента (рис. 3, *3*).

Эндотеста в семенной кожуре *A. lejourdani* и *A. nitidum* образована крупными бесцветными клетками с пористыми целлюлозными стенками, границы которых не всегда различимы (рис. 1, *1а*; 3, *5*). Клетки эндотесты *A. laxum* и *A. rufum* преобразуются в пигментный слой, слабее окрашенный у *A. rufum* (рис. 2, *3*; 3, *3*). Наружная и внутренняя кутикулы у всех видов тонкие, но отчетливые.

В области микропиле (рис. 1, *3*) и рубчика (рис. 2, *4*), а также в зоне халазы (рис. 1, *2*) семенная кожура утолщена за счет того, что под субэпидермой развиваются несколько слоев пигментированных клеток мезотесты темно-коричневого цвета, чаще с неразличимыми границами.

Проводящая система у всех исследованных семян *Argophyllum* представлена тонким коротким пучком, продолжающим проводящий пучок фуникулуса (рис. 2, *1*, *2а*, *4*).

Эндосперм состоит на продольных срезах из 3—5 слоев крупных клеток с тонкими целлюлозными оболочками. Периферические клетки мельче, с утолщенной наружной стенкой. Семядоли, а у *A. laxum* весь зародыш, окружены слоем облитерированных клеток (рис. 2, *1*, *2*; 3, *1*, *2*). В клетках эндосперма белки откладываются в виде мелкозернистого компонента и алейроновых зерен с кристаллами, а масла — в виде отдельных капель у *A. lejourdani* (рис. 1, *1г*); у остальных видов масла однородно заполняют всю цитоплазму клетки (рис. 3, *4*).

Зародыш крупный (занимает около 1/2 длины семени), прямой, осевой (по классификации A. Martin, 1946). Семядоли короткие, меньше 1/3 длины зародыша, толстые, плоско-выпуклые. Гипокотиль-корневая ось с развитым прокамбиальным пучком. Почечка морфологически не выражена (рис. 2, *1*, *2*; 3, *1*, *2*). Наиболее отчетливо выделяется апикальная меристема зародышевого корня *A. nitidum* (рис. 3, *1*). Запасные вещества зародыша — белки и масла.

Семена *Corokia* веретеновидные, округлые в сечении, на микропилярном конце расширенные, на халазальном — суженные в прямой или крючковидный отросток (табл. II, *1*; рис. 4, *1а*, *1б*), около 5 мм дл. и 1 мм в диам., темно-коричневые; халазальный вырост — светло-коричневый. К микропилярному концу семени плотно прилегает одревесневающая плацента (табл. II, *2*), называемая «пробкой» (Eyde, 1966). На границе с плацентой образуется складка семенной кожуры, окружающая рубчик в виде валика (табл. II, *3*; рис. 4, 2). На дорсальной стороне семени выделяется семенной шов (рис. 4, *1б*).

Скульптура поверхности семян мелкоячеистая, клетки эпидермы продольно вытянутые, прямоугольные или близкие к ним (*C. buddleioides*). У семян *C. collenetei* АС клеток прямые, приподнятые (что подтверждается на поперечных срезах), с четким рельефом границ клеток (табл. II, *4*); у *C. buddleioides* они извилистые, не выступающие над поверхностью; клеточные границы нечеткие (табл. II, *5*) (отмеченные отличия могут быть связаны с разной степенью зрелости и сохранности материала). НПС у обоих видов неровные, мелко пористые. Вторичная (кутикулярная) скульптура струйчато-морщинистая у *C. collenetei* и тонкоструйчатая у *C. buddleioides*.

Семенная кожура *Corokia* является производной 6-слойного интегумента (Mauritzon, 1933). У исследованных видов она состоит из 4 слоев клеток (*R. Kapil* и *A. Bhatnagar* (1992) отмечают наличие только экзотесты). Клетки экзотесты с

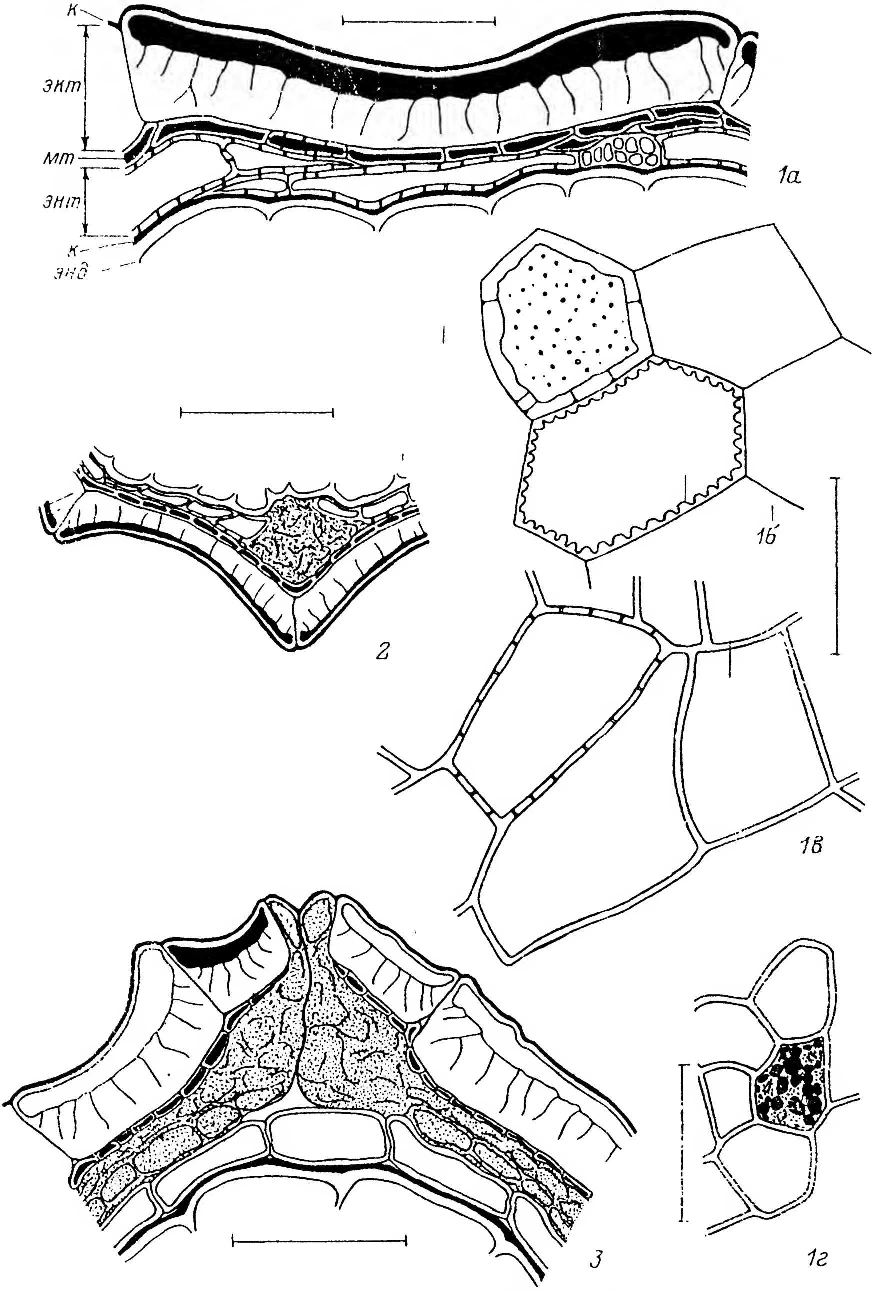


Рис. 1. Строение семени *Argophyllum lejourdani.*

1 — фрагмент продольного среза семенной кожуры (*1 а*) и эндосперма (*1 г*), детали строения клеток экзотесты (*1 б*) и эндотесты (*1 в*) на парадермальных срезах; *2, 3* — фрагменты строения халазальной (2) и микропилярной (*3*) частей семени на продольных срезах. *к* — кутикула; *мт* — мезотеста; *экт* — экзотеста; *энд* — эндосперм; *энт* — эндотеста. Масштабная линейка: *1 а, г, 2* — 30 мкм; *1 б, в, 3* — 50 мкм.

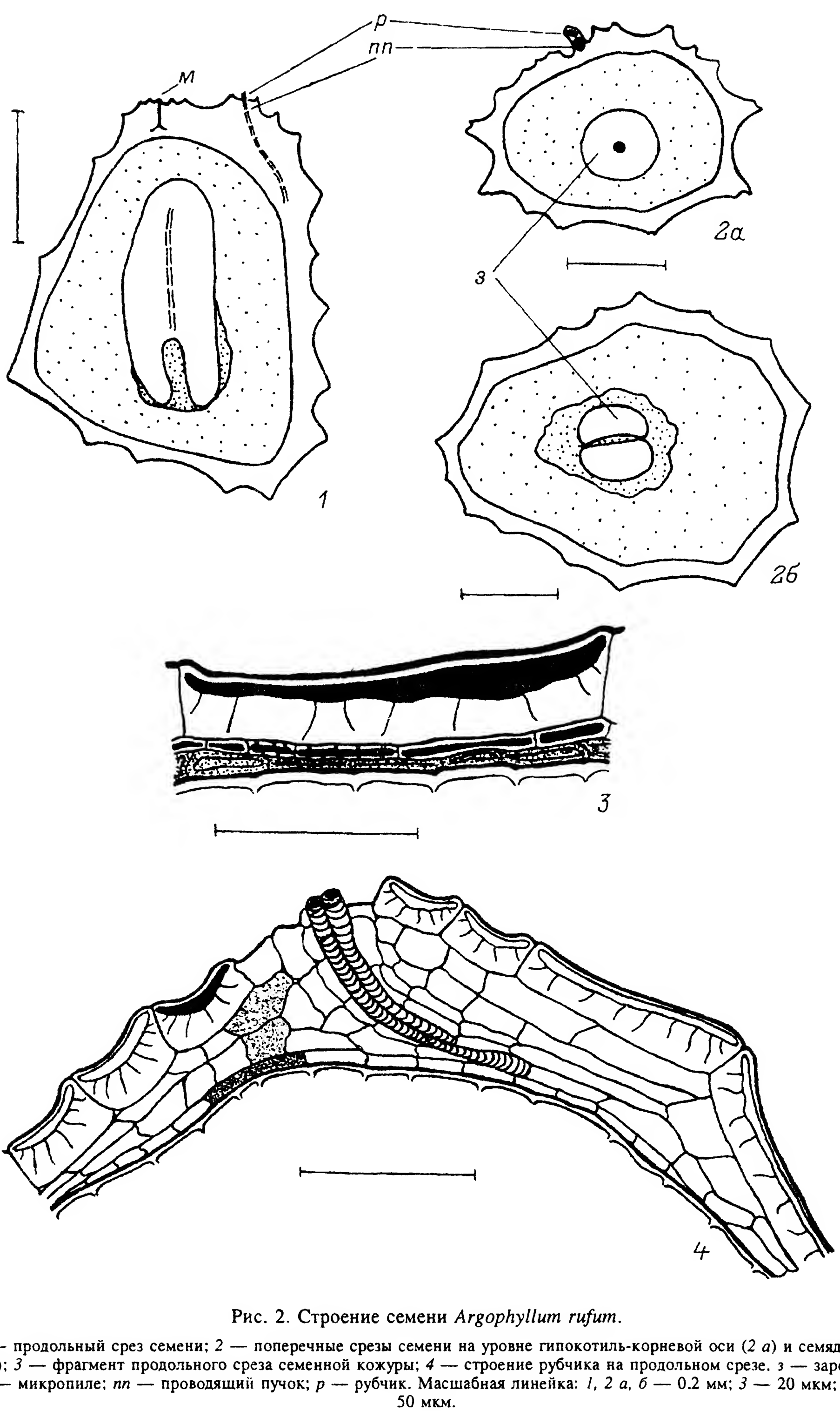


Рис. 2. Строение семени *Argophyllum rufum*.

1 — продольный срез семени; *2* — поперечные срезы семени на уровне гипокотиль-корневой оси (*2 а*) и семядолей (*2 б*); *3* — фрагмент продольного среза семенной кожуры; *4* — строение рубчика на продольном срезе. *з* — зародыш; *м* — микропиле; *пп* — проводящий пучок; *р* — рубчик. Масшабная линейка: *1, 2 а, б* — 0.2 мм; *3* — 20 мкм; *4* — 50 мкм.

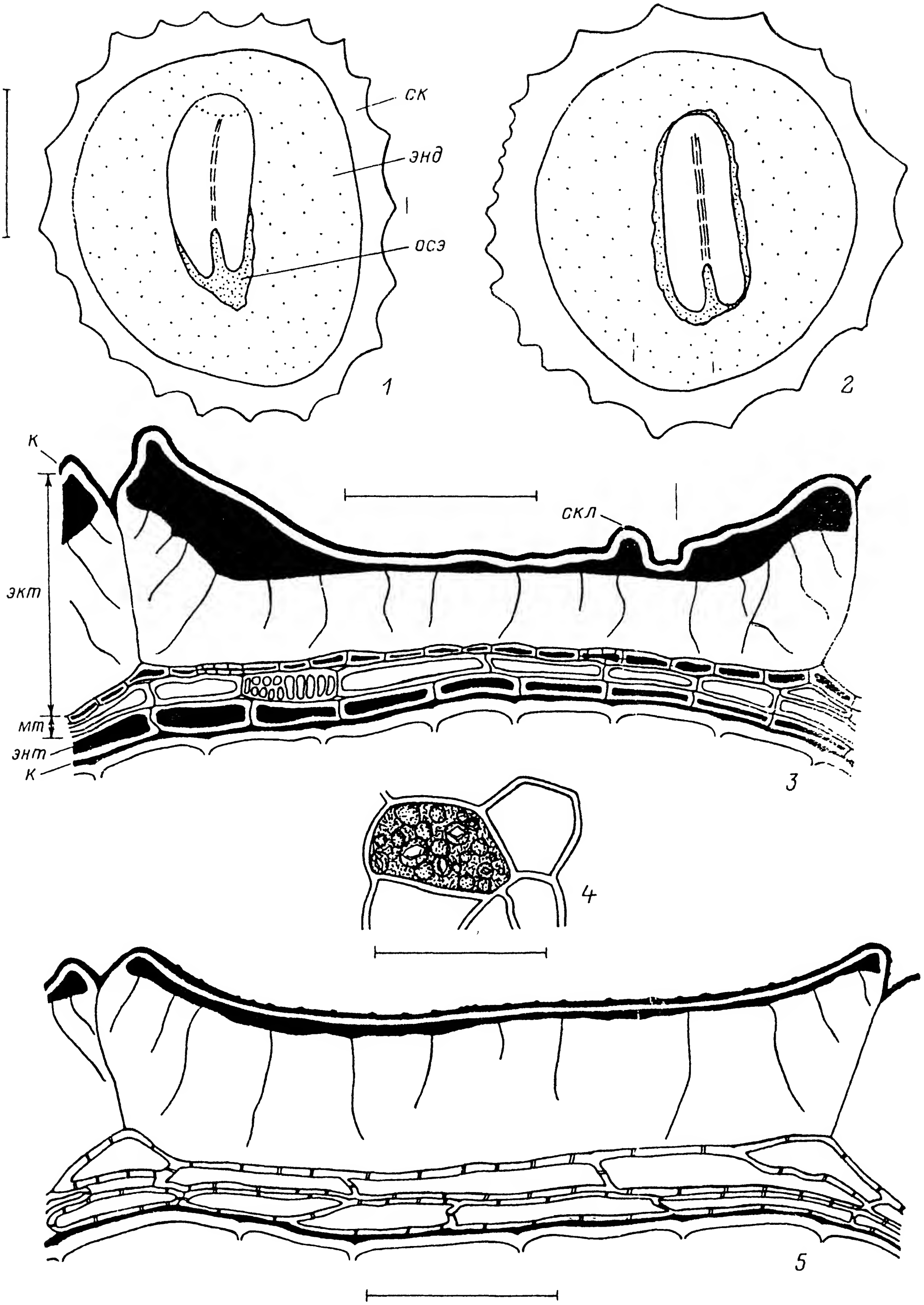


Рис. 3. Строение семян *Argophyllum nitidum* (*1*, *5*) и *A. laxum* (*2—4*).

1, *2* — продольные срезы семян; *3—5* — фрагменты продольных срезов семенной кожуры (*3*, *5*) и эндосперма (*4*). *осэ* — облитерированный слой эндосперма; *ск* — семенная кожура; *скл* — складка экзотесты. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масшабная линейка: *1*, *2* — 0.2 мм; *3—5* — 30 мкм.

утолщенной пористой НПС (рис. 5, *1б*, *2б*). Оболочки и полости этих клеток заполнены коричневым пигментом (рис. 5, *1а*, *2а*).

Мезотеста 2-слойная, ее клетки крупнее клеток экзотесты, с целлюлозными пористыми стенками (рис. 5, *1б*, *2б*).

Клетки эндотесты мельче клеток остальных слоев семенной кожуры (рис. 5, *1а*, *1б*, *2а*), с темно-коричневым пигментом. Внутренняя кутикула отчетливая, немного толще наружной.

В области рубчика и халазы семенная кожура более многослойная (рис. 4, *2*, *3*).

«Пробка» на микропилярном конце семени образована склереидами с коричневым пигментом и кристаллами оксалата кальция в полостях (рис. 4, *б*). Через ее центр проходят, как правило, 3 проводящих пучка, входящих в рубчик. Затем они разветвляются, образуя 5—7 тяжей с анастомозами, снабжающих рафе. Тяжи проходят по дорсальной стороне вдоль всего семени и заканчиваются 1 проводящим пучком в выросте семенной кожуры на халазальном конце (рис. 4, *3*).

Микропиле у исследованных семян выявить не удалось.

Эндосперм мощный, у *C. collenetei* он более крупноклеточный. Белки у этого вида запасаются преимущественно в виде алейроновых зерен с глобоидами (рис. 5, *1в*), а у *C. buddleioides* — в виде алейроновых зерен с кристаллами и крупнозернистым компонентом (рис. 5, *2в*). Масла однородно заполняют цитоплазму клеток. Облитерированный слой эндосперма прилегает только к семядолям (рис. 4, *3*).

Зародыш большой, прямой, осевой, цилиндрический, составляет около 3/4 длины семени (рис. 3, *4*). Семядоли тонкие, очень короткие. Их длина равна 1/10 части длины всего зародыша. Гипокотиль-корневая ось с прокамбиальным пучком. Почечка не различима. Клетки зародыша у *C. buddleioides* имеют извилистые поперечные стенки (рис. 4, *1г*, *2г*). Запасные вещества — белки и масла.

Сравнительный анализ морфологических признаков семян позволил обнаружить целый ряд различий между родами *Argophyllum* и *Corokia*. Семена у *Corokia* крупнее, чем у *Argophyllum*, приблизительно в 10 раз; в отличие от субсферических семян *Argophyllum* они веретеновидной формы, имеют складку семенной кожуры вокруг рубчика и вырост на халазальном конце, хорошо развитое рафе (у *Argophyllum* семяшов не выражен). В то же время рубчико-микропилярная зона отчетливо выделяется на семенах у *Argophyllum*, а у *Corokia* к микропилярному концу прилегает особое образование, описанное только для этого рода — плацента-«пробка», микропиле морфологически не выражено. Поверхность семян у *Corokia* мелкоячеистая с прямоугольными эпидермальными клетками и тонкоструйчатой или струйчато-морщинистой кутикулой, у *Argophyllum* — крупноячеистая с гексагональными клетками и гладкой или мелкозернистой кутикулой.

По анатомическим признакам семена *Corokia* и *Argophyllum* имеют как сходство, так и достаточно заметные различия. У представителей обоих исследованных родов покровы семени являются производными единственного интегумента; для всех клеток тесты характерно наличие пор в оболочках; семена экзотестальные (по классификации J. Corner, 1976). Наряду с этим, семенная кожура у *Argophyllum*, несмотря на очень мелкие размеры семян, в 3—4 раза толще (до 50 мкм), чем у *Corokia* (10—15 мкм). Существенное отличие между родами состоит в том, что клетки экзотесты *Argophyllum* во много раз крупнее, с сильно утолщенными и лигнифицированными внутренними периклинальными стенками в соответствии с Erica-типом, выделенным Netolitzky (1926), что отмечал и Krach (1976). Клетки экзотесты у *Corokia* мельче, с утолщенными (слабо) наружными периклинальными стенками, что, возможно, является тенденцией к образованию Reseda-типа по Netolitzky (1926). Видимо, меньшая укрепленность экзотесты у *Corokia* связана с тем, что основные механические и защитные функции здесь выполняет толстый, лигнифицированный эндокарпий (Eyde, 1966).

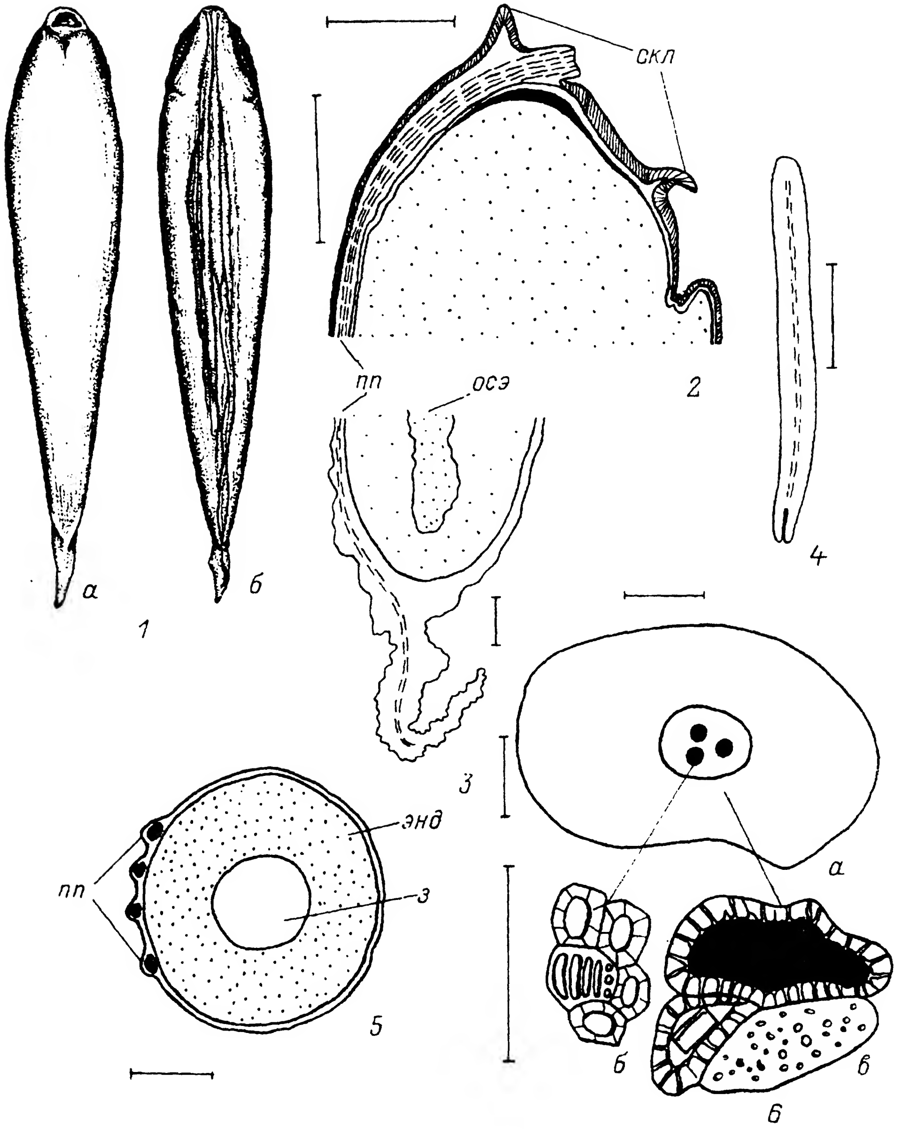


Рис. 4. Строение семени и плаценты — «пробки» *Corokia collenetei*.

1 — внешний вид семени с вентральной (*1 а*) и дорсальной (*1 б*) сторон; *2* — схема продольного среза микропилярной части семени с рубчиком; *3* — схема продольного среза халазальной части с выростом семенной кожуры; *4* — зародыш на продольном срезе; *5* — поперечный срез через центральную часть семени; *6* — поперечный срез плаценты-«пробки»: общий вид (*6 а*), сосуды проводящего пучка (*6 б*), склереиды (*6 в*). *скл* — складка семенной кожуры. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2. Масштабная линейка: *2—5, 6 а* — 0.5 мм; *6 б, в* — 50 мкм.

У видов *Argophyllum* в отличие от *Corokia* на микропилярном и халазальном концах семени формируются темно-коричневые утолщения семенной кожуры, образованные пигментированными клетками мезотесты.

Клетки эндотесты, как правило, образуют пигментный слой (виды *Corokia*, *Argophyllum laxum*, *A. rufum*), но могут быть и бесцветными (*A. lejourdani*, *A. nitidum*). Внутренняя кутикула хорошо выражена.

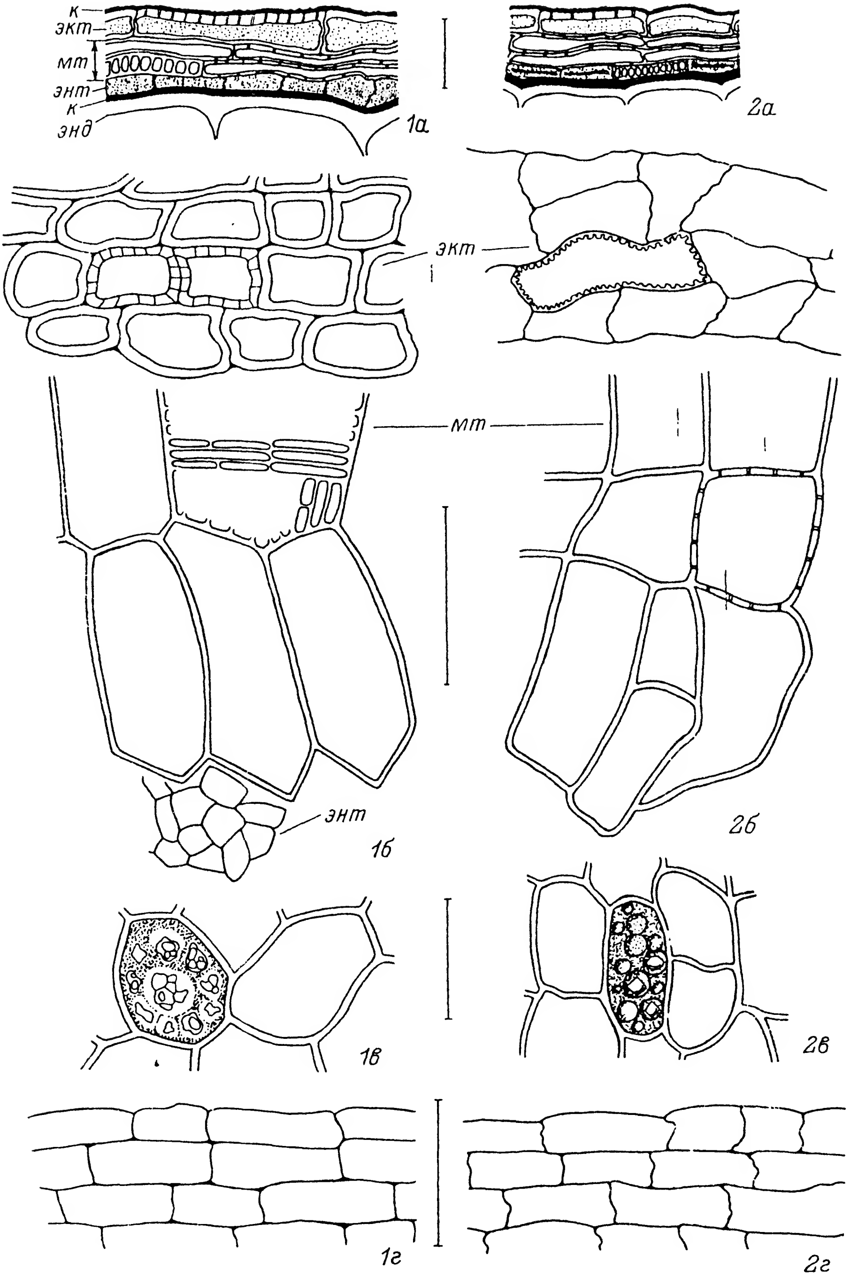


Рис. 5. Детали строения семенной кожуры, эндосперма и зародыша *Corokia collenetei* (*1*) и *C. buddleioides* (2).

1 а, 2 а — фрагменты продольных срезов семенной кожуры; *1 б, 2 б* — детали строения ее клеток на парадермальных срезах; *1 в, 2 в* — клетки эндосперма на продольных срезах семени; *1 г, 2 г* — клетки зародыша на продольных срезах семени. Обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка: *1 а, 2 а* — 10 мкм; *1 б, г, 2 б, г* — 50 мкм; *1 в, 2 в* — 30 мкм.

Эндосперм у обоих родов сходен по строению и состоит из крупных тонкостенных клеток; запасные вещества — масла и белки. По строению зародыша роды, напротив, различаются: у *Corokia* он составляет около 3/4 длины семени с очень длинной гипокотиль-корневой осью и короткими (1/10 длины зародыша) узкими семядолями. У *Argophyllum* зародыш достигает 1/2 длины семени, но семядоли более длинные (до 1/3) и толстые.

Внутриродовая изменчивость в строении семенной кожуры у видов рода *Argophyllum* касается структуры наружной кутикулы, размеров клеточной полости экзотесты, наличия пигмента в субэпидерме мезотесты и эндотесты, числа слоев мезотесты, различий в характере запасания веществ эндосперма — масла равномерно распределены в цитоплазме клетки (у 3 видов) или присутствуют в виде капель (*A. lejourdani*). Размеры облитерированного слоя клеток вокруг зародыша намного больше у *A. laxum* по сравнению с другими видами. Krach (1976) считает этот признак достаточно систематически значимым.

Виды *Corokia* различаются первичной и вторичной скульптурой поверхности семян, размерами клеток семенной кожуры и эндосперма, а также характером запасания белков.

Таким образом, семена *Argophyllum* и *Corokia* при едином плане строения достаточно четко разграничиваются как по морфологии, так и по анатомии. Род *Corokia* особенно выделяется следующими признаками: мелкоячеистая ультраскульптура поверхности; васкуляризация семенного шва со специфическим вхождением пучков через плаценту-«пробку»; образование складки семенной кожуры вокруг рубчика и выроста на халазальном конце семени; более мелкоклеточная экзотеста со слабо утолщенной клеточной стенкой, имеющая тенденцию сходства с Reseda-типом; преобладающее развитие гипокотиль-корневой оси зародыша.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Прозина М. П. Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л., 1966. 608 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects // Nord. J. Bot. 1981. Vol. 1. N 3. P. 345—354.

Corner J. E. H. The seed of dicotyledons. London, 1976. Vol. 1. 311 p.

Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. 2 ed. New York, 1988. 555 p.

Dahlgren R. A revised system of classification of the angiosperms // Bot. J. Linn. Soc. 1980. Vol. 80. N 2. P. 91—124.

Engler A. Saxifragaceae // A. Engler und K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 1930. Aufl. 2. Bd 18 a. S. 75—226.

Eyde R. Systematic anatomy of the flower and fruit of *Corokia* // Amer. J. Bot. 1966. Vol. 57. N 7—8. P. 833—847.

Hutchinson J. The families of flowering plants. 3 ed. Oxford, 1973. 968 p.

Kapil R. N., Bhatnagar A. K. Embryology and systematic position of *Corokia* A. Cunn. // Proc. XI Intern. symp. «Embryology and seed reproduction». St. Petersburg, 1992. P. 246—247.

Krach J. E. Samenanatomie der Rosifloren. I. Samen der *Saxifragaceae* // Bot. Jahrb. Syst. 1976. Bd 97. H. 1. S. 1—60.

Martin A. C. The comparative internal morphology of seeds // Amer. Midl. Nat. 1946. Vol. 36. N 3. P. 513—648.

Mauritzon J. Studien über die Embryologie der Familien *Crassulaceae* und *Saxifragaceae*. Lund, 1933. 152 s.

Netolitzky F. Anatomie der Angiospermen-Samen // Handb. Pflanzenanat. Berlin, 1926. Bd 10. 360 S.

Schulze-Menz G. K. Saxifragaceae // A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin, 1964. Aufl. 12. Bd 2. S. 201—206.

Takhatajan A. Diversity and classification of flowering plants. New-York, 1996. 643 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 4 X 1996

SUMMARY

Morphological and anatomical investigation of seed of four *Argophyllum* species and two *Corokia* species was made. *Corokia* seeds have a spindle-like form, the fold of seed coat around the hilum, the chalazal appendage and the raphe with 3—5 large anastomosing vascular bundles. *Argophyllum* seeds are much smaller, rounded, with poorly developed raphe vascular bundle. Seed surface of *Argophyllum* is large-celled, that of *Corokia* is small-celled. Seeds of both genera are exotestal, seed coat includes only testa, namely exotesta, 1—2 layers of mesotesta and endotesta. The cells of all the testa layers have porous walls and contain tannin-like substances. Exotesta of *Argophyllum* is characterized by considerably thickened inner cell wall. In *Corokia* exotestal layer is 2—3 times thinner and consists of small cells with less thickened walls. The first genus reveals Erica-type of thickening, and the latter one — Reseda-type (both types, according to F. Netolitzky, 1926). Endosperm is composed of several layers of large cells; storaged proteins and oils differ from each other in the form and localisation in the cell. Embryo of *Corokia* species has very long radicle-hypocotyl axis and short cotyledons, as compared to the *Argophyllum* embryo.

УДК 069.51 : 582.579/.912 Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 9

© В. Е. Аветисян, А. Д. Сафарян,
Ю. А. Мхитарян, К. М. Дзагурова

ТИПОВЫЕ ОБРАЗЦЫ ТАКСОНОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ, ХРАНЯЩИЕСЯ В ГЕРБАРИИ ОТДЕЛА СИСТЕМАТИКИ И ГЕОГРАФИИ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ ИНСТИТУТА БОТАНИКИ НАН РЕСПУБЛИКИ АРМЕНИЯ (ERE). 2. *ERICACEAE—IRIDACEAE*

V. E. AVETISIAN, A. D. SAFARIAN, Yu. A. MKHITARIAN, K. M. DZAGUROVA. THE TYPE SPECIMENS OF VASCULAR PLANTS KEPT IN THE HERBARIUM OF DEPARTMENT OF TAXONOMY AND GEOGRAPHY OF HIGHER PLANTS, INSTITUTE OF BOTANY, NATIONAL ACADEMY OF ARMENIA (ERE). 2. *ERICACEAE—IRIDACEAE*

Приведены типовые образцы 31 таксона видового ранга из 8 семейств: *Ericaceae*, *Euphorbiaceae*, *Fabaceae*, *Fumariaceae*, *Geraniaceae*, *Grossulariaceae*, *Hypericaceae*, *Iridaceae*.

Данная статья является продолжением начатой ранее (Аветисян и др., 1996) серии публикаций, посвященной коллекции типовых образцов, хранящейся в ERE. Для каждого таксона приведены первоначальное научное название с номенклатурной цитатой (если таксон в настоящее время имеет новую трактовку, то она указывается в скобках), категория типа гербарного образца и регион, из которого описан таксон.

Ericaceae

Rhododendron brachyanthum Franch. 1886, Bull. Soc. Bot. Fr. 33 : 234. — **Topotypus.** Китай.

R. neriiflorum Franch. 1886, Bull. Soc. Bot. Fr. 33 : 235. — **Topotypus.** Китай.

Euphorbiaceae

Andrachne buschiana Pojark. 1940, Бот. журн. 25, 4 : 342. — **Isotypus.** Нахичеван.

A. filiformis Pojark. 1940, Бот. журн. 25, 4 : 344. — **Isotypus.** Нахичеван.

В протологе тип приводится как «specimen unicum».

Euphorbia vedica Ter-Chatsch. 1965, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 24 : 24. — **Holotypus.** Армения.

Fabaceae

Astragalus agasii Manden. 1958, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 20 : 31. — **Holotypus.** Армения.

A. aznabjurticus Grossh. 1941, Изв. Азерб. фил. АН СССР, 1 : 42. — **Isotypus.** Нахичеван.

A. feodorovii Takht. 1941, in Fed., Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 10 : 58. — **Syntypi.** Армения.

A. gezeldarensis Grossh. 1927, Beih. Bot. Centralbl. 44, 2 : 219. — **Isotypus.** Армения.

A. gjunaicus Grossh. 1930, Фл. Кавк. 2 : 338. — **Specimen authenticum.** Армения.

A. goktschaicus Grossh. 1940, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 9 : 16. — **Isotypus.** Армения.

A. megricus Grossh. 1946, Фл. СССР, 12 : 885. — **Holotypus, isotypus.** Армения.

A. ordubadensis Grossh. 1927, Beih. Bot. Centralbl. 44, 2 : 222. — **Isotypus.** Нахичеван.

A. pseudocancellatus Grossh. 1927, Beih. Bot. Centralbl. 44, 2 : 221. — **Isotypus.** Нахичеван.

A. schelkovnikovii Grossh. 1927, Beih. Bot. Centralbl. 44, 2 : 220. — **Specimina authentica.** Нахичеван.

A. sevangensis Grossh. 1926, Изв. Тифл. политехн. ин-та, 2 : 215. — **Topotypus; specimina authentica.** Армения.

A. shagalensis Grossh. 1930, Фл. Кавк. 2 : 312. — **Specimen authenticum.** Армения.

A. vedicus Takht. 1940, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 9 : 23. — **Specimina authentica.** Нахичеван.

Colutea komarovii Takht. 1940, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 9 : 22. — **Isotypi.** Армения.

Oxytropis armeniaca Sosn. ex Mulk. 1962, Фл. Армении, 4 : 217. — **Holotypus.** Армения.

O. lupinoides Grossh. 1948, Докл. АН АзССР, 4, 8 : 342. — **Isotypus.** Нахичеван.

Vicia akhmaganica Kazar. 1934, Feddes Repert. 37, 16 : 389. — **Holotypus, topotypus.** Армения.

Fumariaceae

Corydalis nariniana Fed. 1941, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 10 : 60. — **Isotypi.** Армения.

Geraniaceae

Erodium sosnowskianum Fed. 1941, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 10 : 58. — **Isotypus.** Армения.

Grossulariaceae

Ribes achurjani Mulk. 1956, Изв. АН АрмССР, 9, 1 : 101. — **Paratypus.** Армения.

Hypericaceae

Hypericum formosissimum Takht. 1940, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 9 : 22. — **Isotypi, topotypi.** Армения.

Iridaceae

Juno parvula Vved. 1935, Фл. СССР, 4 : 563 (descr. ross); 1963, Фл. ТаджССР, 2 : 425. — **Isotypus.** Узбекистан.

J. vicaria Vved. 1935, Фл. СССР, 4 : 569 (descr. ross); 1963, Фл. ТаджССР, 2 : 425. — **Isotypus.** Узбекистан.

Iris demetrii Achverd. et Mirzoeva, 1950, Тр. Бот. ин-та АН АрмССР, 7 : 27. — **Holotypus, isotypi, paratypus.** Армения.

I. lycotis Woronow, 1915, Изв. Кавк. муз. 9, 33 : 107. — **Isotypi.** Нахичеван.

I. subdecolorata Vved. 1923, Опр. раст. окр. Ташк. 1 : 75 (=*Juno subdecolorata* (Vved.) Vved.). — **Isotypus.** Узбекистан.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян В. Е., Сафарян А. Д., Мхитарян Ю. А., Дзагурова К. М. Типовые образцы таксонов сосудистых растений, хранящиеся в гербарии отдела систематики и географии высших растений Института ботаники НАН Республики Армения (ERE). 1. *Amaryllidaceae—Cornaceae* // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 7. С. 83—87.

Институт ботаники
НАН Республики Армения
Ереван

Получено 18 XI 1996

SUMMARY

Type specimens of 31 species from the families *Ericaceae*, *Euphorbiaceae*, *Fabaceae*, *Fumariaceae*, *Geraniaceae*, *Grossulariaceae*, *Hypericaceae*, *Iridaceae* are listed.

УДК 581.9 (235.4 : 571.6)

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 9

© С. В. Осипов

СООТНОШЕНИЕ ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ И ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ ВО ФЛОРЕ ОСЕВОЙ ЧАСТИ ХРЕБТА ЯМ-АЛИНЬ (ДАЛЬНИЙ ВОСТОК РОССИИ)

S. V. OSIPOV. CORRELATION AMONG ECOLOGICAL GEOGRAPHICAL AND ECOLOGICAL COENOTICAL ELEMENTS IN THE FLORA OF THE AXIAL PART OF THE YAM-ALIN MOUNTAIN RANGE (THE RUSSIAN FAR EAST)

В осевой части хребта Ям-Алинь выявлено 300 видов сосудистых растений из 158 родов и 58 семейств. Указаны местообитания, активность (по Б. А. Юрцеву) и ценотическая активность (по Б. Н. Норину) каждого вида на изученной территории. Показаны некоторые соотношения географических и эколого-ценотических элементов.

Хр. Ям-Алинь расположен в области контакта Охотии и Восточной Сибири вблизи границы Маньчжурии. Его преобладающие высоты составляют 1600—1800 м над ур. м., максимальные — более 2000 м. В меридиональном направлении он простирается на 150 км и имеет ширину 60—80 км. Отчетливо выражена асимметрия поперечного профиля: восточный макросклон значительно круче, чем западный (Готванский, 1960; Геология СССР, 1966). Осевая часть хребта неоднородна: ландшафты меняются от таежно-гольцового среднегорья до массивного высокогорья с плоскими вершинами и альпинотипного высокогорья с гребневидными вершинами. Описание растительного покрова осевой части хр. Ям-Алинь опубликовано ранее (Осипов, 1994а, б). Однако сведения о флоре этого региона остаются явно неполными (Шлотгауэр, 1986, 1990; Осипов, 1988, 1989; Шлотгауэр, Варченко, 1990; Якубов, 1992). Цель данной работы — исследование флоры осевой части хр. Ям-Алинь.

Материал и методика

В основу настоящей работы положены материалы, полученные при изучении 2 ключевых участков: 1) в истоках р. Селиткан (географические координаты центра района исследования — 53° 11′ с. ш., 134° 49′ в. д.; площадь около 100 км²); 2) в верховьях р. Коврижка (правого притока р. Селиткан; 53° 25′ с. ш., 134° 49′ в. д.; площадь около 200 км²). Каждый участок охватывает горно-тундровый, подгольцовый и верхнюю часть горно-таежного пояса и расположен в диапазоне высот 900—1900 м над ур. м.

Работа подготовлена на основе определения 1500 листов гербария, анализа более 500 геоботанических описаний, различных наблюдений на местности.

В основу эколого-ценотического анализа флоры положено описание распространения вида по всему или значительной части ареала. Описания составлялись на основе таксономических, флористических, геоботанических, экологических и других работ; также использованы личные наблюдения. Выявляли географическое распространение вида, прежде всего зональную, высотно-поясную и секторную приуроченность и территории повышенного участия вида в сложении растительного покрова (Куваев, 1965; Юрцев, Камелин, 1987). Определяли распределение вида по местообитаниям в разных частях ареала и предпочтение определенной совокупности местообитаний. Помимо особенностей распространения учитывали и другие характеристики видов, например экобиоморфические, существенно дополняющие эколого-ценотическое описание.

При составлении эколого-ценотических описаний неизбежно приходится использовать большое число разнородных понятий, соответствующих отдельным характеристикам местообитаний или определенным типам местообитаний. Поэтому параллельно с составлением эколого-ценотических описаний видов была разработана схема типов местообитаний (Осипов, 1989), охватившая основное разнообразие местообитаний видов выявленной флоры по всему их ареалу.

На основе сходства эколого-ценотической приуроченности видов были выделены эколого-ценотические группы, при этом использованы работы, в которых выделены группы видов, также имеющие определенное эколого-ценотическое содержание (Попов, 1951; Зозулин, 1955; Толмачев, 1959; Куминова, 1960; Ильинская, 1963; Буторина, 1963; Крылов, 1969, 1984; Ниценко, 1969а, б; Баландин, 1978; Галанин, 1979; Камелин, 1979; Малышев, Пешкова, 1984; Разживин, 1984; Седельников, 1987; Хохряков, 1989; Клеопов, 1990; Верхолат, 1996, и др.). Большинство выделенных групп довольно часто используются при эколого-ценотическом анализе, поэтому поясним содержание лишь некоторых из них. Лесная группа принята в объеме, близком к лесному подтипу бореально-лесного типа ценоэлемента в понимании А. Г. Крылова (1984). Долинная группа охватывает уремный тип ценоэлемента и уремные подтипы других типов в понимании Крылова (1984), она значительно перекрывается с экоценотической группой приручейного крупнотравья в понимании Т. Н. Буториной (1963). Тундрово-луговая группа объединяет высокогорные, аркто- и гипоаркто-высокогорные виды, приуроченные к тундрам, лугам, луговинам, она перекрывается с группой эвритопных видов альпийского пояса в понимании А. В. Галанина (1979). Нивальная группа, в которую вошли высокогорные и аркто-высокогорные виды, приуроченные к местообитаниям с укороченным вегетационным периодом за счет позднего стаивания снега, значительно у́же нивального комплекса в понимании В. Ю. Разживина (1984). Субальпийская и подгольцовая группа близки к луговому и ерниковому эколого-ценотическим комплексам субальпийского пояса соответственно в понимании Галанина (1979).

Участие видов в сложении растительного покрова осевой части хр. Ям-Алинь показано при помощи двух характеристик. Первая характеристика — активность вида — отражает экологическую амплитуду, встречаемость и численность (Юрцев, 1968, 1987). Вторая характеристика — ценотическая активность вида. К ценотически активным видам (Норин, 1978, 1979) относятся доминанты — эдификаторы синузий, а для определения ценотической активности используется общая площадь синузий, образованных определенным видом-эдификатором.

Для того чтобы получить оценки активности видов и отразить экологические особенности распространения каждого вида в осевой части хр. Ям-Алинь, разработана еще одна схема типов местообитаний (она приведена перед таксономическим списком). Эта схема отражает разнообразие местообитаний сосудистых растений в осевой части хр. Ям-Алинь. Типы местообитаний выделены на основе различных эколого-ценотических и ландшафтных характеристик; использована классификация растительности этой территории (Осипов, 1994а).

Результаты и их обсуждение

Всего во флоре осевой части хр. Ям-Алинь выявлено 300 видов сосудистых растений из 158 родов и 58 семейств. Номенклатура видов, за редким исключением, принята по сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985—1995) и работе С. К. Черепанова (1995). В каждом отделе семейства роды одного семейства и виды одного рода расположены в алфавитном порядке. Для каждого вида следом за его названием в квадратных скобках приведены следующие параметры.

1. Типы местообитаний, в которых вид встречается в осевой части хр. Ям-Алинь: 1 — ельники зеленомошные, 2 — ельники разнотравные, 3 — лиственничники зеленомошные, 4 — лиственничники сфагновые, 5 — лиственничники вейниковые, 6 — каменноберезняки травяные, 7 — кедровостланичники зеленомошные, 8 — кедровостланичники лишайниковые, 9 — ольховники травяные, 10 — ивняки (*Salix udensis*) вейниковые, 11 — ивняки (*Salix krylovii*) разнотравные, 12 — ерники (*Betula divaricata*) зеленомошные, 13 — луга мохово-разнотравные, 14 — луга вейниковые, 15 — пустоши мохово-кустарничково-травяные, 16 — тундры кустарничково-зеленомошные, 17 — тундры кустарничково-лишайниковые, 18 — тундры алекториевые, 19 — болота травяные, 20 — болота травяно-гипновые, 21 — болота сфагновые, 22 — пресноводный (мелководье озер, слабо проточных ручьев), 23 — речной аллювий, 24 — каменистые россыпи, 25 — скалы.
2. Активность вида по шкале Б. А. Юрцева (1968): от I (особо активные) до V (неактивные).
3. Ценотическая активность вида (Норин, 1978, 1979) по следующей шкале: «++» — ценотически наиболее активные виды, «+» — ценотически активные виды, «–» — ценотически неактивные виды.
4. Эколого-ценотическая группа, к которой вид отнесен: *1* — боровая и травяно-пустошная, *2* — борово-таежная, *3* — таежная, *4* — лесная, *5* — долинная, *6* — лесолуговая, *7* — луговая, *8* — низинно-болотная, *9* — переходно-болотная, *10* — верхово-болотная, *11* — болотно-тундровая, *12* — тундровая, *13* — тундрово-луговая, *14* — нивальная, *15* — субальпийская, *16* — подгольцовая, *17* — скальная, *18* — аллювиальная.

Lycopodiophyta

Huperziaceae. *Huperzia petrovii* Sipl. [15, 16, 17; IV; «–»; *12*], *H. selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. [15, 16; V; «–»; *2*].

Lycopodiaceae. *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub [15; IV; «–»; *1*], *Lycopodium annotinum* L. [1; V; «–»; *3*], *L. lagopus* (Laest.) Zinserl. ex Kuzen. [15; V; «–»; *1*].

Selaginellaceae. *Selaginella rupestris* (L.) Spring [25; V; «–»; *17*].

Equisetophyta

Equisetaceae. *Equisetum arvense* L. [13; V; «–»; *7*], *E. palustre* L. [20; V; «–»; *8*], *E. pratense* L. [13; V; «–»; *6*].

Polypodiophyta

Athyriaceae. Diplazium sibiricum (Turcz. ex G. Kunze) Kurata [6; V; «–»; *3*], *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm. [6; V; «–»; *3*].

Botrychiaceae. Botrychium boreale Milde [13; V; «–»; *7*], *B. lunaria* (L.) Sw. [13; V; «–»; *7*], *B. robustum* (Rupr.) Underw. [13; V; «–»; *6*].

Dryopteridaceae. Dryopteris expansa (C. Presl) Fras.-Jenk. et Jermy [2, 6, 9; IV; «+»; *3*], *D. fragrans* (L.) Schott [24; IV; «–»; *17*].

Thelypteridaceae. Phegopteris connectilis (Michx.) Watt. [1, 6; V; «–»; *3*].

Woodsiaceae. Woodsia ilvensis (L.) R. Br. [25; IV; «–»; *17*].

Pinophyta

Cupressaceae. Juniperus sibirica Burgsd. [15, 17; V; «–»; *1*].

Pinaceae. Larix gmelinii (Rupr.) Rupr. [3—5, 7, 15, 16; I; «++»; *4*], *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. [1—3, 6; II; «++»; *3*], *Pinus pumila* (Pall.) Regel [1—4, 6—8, 16; I; «++»; *16*].

Magnoliophyta

Adoxaceae. Adoxa moschatellina L. [5; V; «–»; *5*].

Alliaceae. Allium maximowiczii Regel [19, 20; V; «+»; *7*].

Apiaceae. Aegopodium alpestre Ledeb. [2, 6, 9, 13; II; «–»; *15*], *Angelica saxatilis* Turcz. ex Ledeb. [2, 6, 9; IV; «–»; *15*], *Heracleum moehlendorfii* Hance [5; V; «–»; *5*], *Pachypleurum alpinum* Ledeb. [16; V; «–»; *13*], *Seseli condensatum* (L.) Reichenb. fil. [13; V; «–»; *7*], *Tilingia ajanensis* Regel et Til. [12, 15, 16, 20; III; «+»; *13*].

Asteraceae. Achillea asiatica Serg. [13; V; «–»; *7*], *Ajania pallasiana* (Fisch. ex Bess.) Poljak. [13; V; «–»; *1*], *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. [15; V; «+»; *1*], *Artemisia arctica* Less. [15; V; «–»; *13*], *A. borealis* Pall. [23; V; «–»; *18*], *A. furcata* Bieb. [24; V; «–»; *12*], *A. lagocephala* (Bess.) DC. [24; V; «–»; *17*], *A. obscura* Pamp. [18; V; «–»; *18*], *Aster alpinus* L. [13; V; «–»; *1*], *A. sibiricus* L. [13; V; «–»; *5*], *Cacalia auriculata* DC. [2, 6; V; «–»; *4*], *C. hastata* L. [6; V; «–»; *5*], *Cirsium schantarense* Trautv. et Mey. [5; V; «–»; *5*], *Crepis chrysantha* (Ledeb.) Turcz. [13; V; «–»; *13*], *C. gmelinii* (L.) Tausch [13; V; «–»; *18*], *Dendranthema zawadskii* (Herbich) Tzvel. [13; V; «–»; *1*], *Erigeron manshuricus* (Kom.) Worosch. [13; V; «–»; *7*], *E. politus* Fries [13; V; «–»; *7*], *Leontopodium antennarioides* Socz. [15; V; «–»; *1*], *Ligularia sibirica* (L.) Cass. [5, 6, 9, 11, 19; IV; «–»; *8*], *Petasites rubellus* (J. F. Gmel.) Toman [24; V; «–»; *17*], *P. tatewakianus* Kitam. [23; V; «+»; *5*], *Saussurea triangulata* Trautv. et Mey. [2, 5, 6, 9, 11, 13; III; «–»; *5*], *Scorzonera radiata* Fisch. ex Ledeb. [15, 16; V; «–»; *13*], *Solidago spiraeifolia* Fisch. ex Herd. [2, 5, 6, 9, 11—14; III; «–»; *15*], *Taraxacum ceratophorum* (Ledeb.) DC. [13; V; «–»; *7*], *Tephroseris integrifolia* (L.) Holub [13; V; «–»; *7*], *T. lenensis* (Schischk.) Holub [13, 15; IV; «–»; *7*], *T. reverdattoi* (Sobolevsk.) Barkalov [15; V; «–»; *15*].

Betulaceae. Betula divaricata Ledeb. [3, 4, 7, 8, 12, 15, 16; II; «+»; *16*], *B. exilis* Sukacz. [15, 17; V; «+»; *11*], *B. lanata* (Regel) V. Vassil. [1, 2, 6; II; «++»; *15*], *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar [1, 2, 5, 6, 9, 16; II; «+»; *15*].

Boraginaceae. Eritrichium villosum (Ledeb.) Bunge [15, 16; IV; «–»; *13*], *Mertensia rivularis* (Turcz.) DC. [23; V; «–»; *18*].

Brassicaceae. Cardamine bellidifolia L. [23; V; «–»; *18*], *C. leucantha* (Tausch) Schulz [23; V; «–»; *18*], *C. prorepens* Fisch. [23; V; «–»; *5*], *Cardaminopsis gemmifera* (Matsum.) Berkut. [23; V; «–»; *5*].

Caprifoliaceae. Linnaea borealis L. [1—3; V; «–»; *3*], *Lonicera edulis* Turcz. ex Freyn [11; V; «–»; *6*].

Caryophyllaceae. Cerastium jenisejense Hult. [13; V; «–»; *18*], *Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl [13, 14; IV; «–»; *6*], *Silene repens* Patr. [13; V; «–»; *7*], *Stellaria*

calycantha (Ledeb.) Bong. [13; V; «–»; *18*], *S. fischeriana* Ser. [13; V; «–»; *18*], *S. umbellata* Turcz. ex Kar. et Kir. [13; V; «–»; *18*].

Convallariaceae. Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt [1, 6; V; «–»; *3*], *Smilacina trifolia* (L.) Desf. [20; V; «–»; *9*], *Streptopus streptopoides* (Ledeb.) Frye et Rigg [1, 2, 6; V; «–»; *3*].

Cornaceae. Chamaepericlymenum canadense (L.) Aschers. et Graebn. [1; V; «+»; *3*].

Crassulaceae. Rhodiola quadrifida (Pall.) Fisch. et Mey. [17; V; «–»; *12*], *R. rosea* L. [25; IV; «–»; *17*], *Sedum cyaneum* Rud. [25; V; «–»; *17*].

Cyperaceae. Baeothryon alpinum (L.) Egor. [20; V; «+»; *9*], *B. cespitosum* (L.) A. Dietr. [20; V; «+»; *9*], *Carex appendiculata* (Trautv. et Mey.) Kuk. [20; IV; «+»; *8*], *C. aterrima* Hoppe [13; V; «–»; *15*], *C. atherodes* Spreng. [13; IV; «–»; *8*], *C. cinerea* Poll. [19, 20; IV; «+»; *8*], *C. concolor* R. Br. [20; IV; «+»; *9*], *C. eleusinoides* Turcz. ex Kunth [16; V; «–»; *13*], *C. falcata* Turcz. [13; IV; «+»; *6*], *C. fuscidula* V. Krecz. ex Egor. [17; IV; «–»; *13*], *C. globularis* L. [3, 4, 7, 9, 12, 15, 16, 20; III; «+»; *9*], *C. gynocrates* Wormsk. [20; V; «+»; *9*], *C. jacutica* V. Krecz. [20; V; «–»; *8*], *C. kreczetoviczii* Egor. [20; IV; «+»; *8*], *C. ledebouriana* C. A. Mey. ex Trev. [16; V; «–»; *13*], *C. limosa* L. [20; V; «+»; *10*], *C. loliacea* L. [20; V; «–»; *9*], *C. lugens* H. T. Holm [16, 20, 21; III; «+»; *9*], *C. media* R. Br. [20; V; «–»; *8*], *C. melanocarpa* Cham. ex Trautv. [15; V; «–»; *12*], *C. micropoda* C. A. Mey. [13; V; «–»; *15*], *C. middendorffii* Fr. Schmidt [20; IV; «+»; *10*], *C. mollissima* Christ [20; V; «–»; *8*], *C. pallida* C. A. Mey. [2, 5, 6, 9—11, 13—15; III; «+»; *6*], *C. pauciflora* Lightf. [20; V; «–»; *9*], *C. paupercula* Michx. [20; V; «–»; *9*], *C. podocarpa* R. Br. [11, 13, 16; IV; «+»; *15*], *C. quasivaginata* Clarke [15, 17; IV; «–»; *12*], *C. rariflora* (Wahlenb.) Smith [20; V; «–»; *9*], *C. rhynchophysa* C. A. Mey. [19; V; «+»; *8*], *C. rigidioides* Gorodk. [16—18; III; «+»; *12*], *C. rostrata* Stokes [19; V; «+»; *8*], *C. rotundata* Wahlenb. [20, 21; IV; «+»; *10*], *C. sabynensis* Less. ex Kunth [13, 15, 17; IV; «–»; *15*], *C. saxatilis* L. [19, 20; IV «+»; *8*], *C. schmidtii* Meinsh. [20; IV; «–»; *8*], *C. tenuiflora* Wahlenb. [20; V; «–»; *9*], *C. tripartita* All. [19; V; «–»; *13*], *C. vaginata* Tausch [15; V; «–»; *6*], *C. vanheurckii* Muell. Arg. [15; V; «–»; *1*], *C. williamsii* Britt. [17; V; «–»; *9*], *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult. [20; V; «–»; *8*], *Eriophorum brachyantherum* Trautv. et Mey. [20; V; «–»; *9*], *E. humile* Turcz. ex Stued. [20; V; «–»; *9*], *E. komarovii* V. Vassil. [20; V; «–»; *9*], *E. russeolum* Fries [20; V; «–»; *9*], *Scirpus maximowiczii* Clarke [21; V; «–»; *13*].

Diapensiaceae. Diapensia obovata (Fr. Schmidt) Nakai [15, 17, 18; IV; «+»; *12*].

Empetraceae. Empetrum sibiricum V. Vassil. [15, 16; IV; «+»; *10*].

Ericaceae. Andromeda polifolia L. [21; V; «–»; *10*], *Arctous alpina* (L.) Niedenzu [17, 18; V; «+»; *12*], *Cassiope anadyrensis* Jurtz. [16, 17; V; «+»; *12*], *C. ericoides* (Pall.) D. Don [16—18; III; «+»; *12*], *C. lycopodioides* (Pall.) D. Don [17; V; «–»; *12*], *C. redowskii* (Cham. et Schlecht.) G. Don fil. [7, 8, 16, 17; III; «+»; *12*], *Ledum decumbens* (Alt.) Lodd. ex Steud. [16—18; IV; «+»; *11*], *L. macrophyllum* Tolm. [3, 4, 7; IV; «+»; *9*], *L. palustre* L. [3, 4, 7, 8, 12, 15, 16; III; «+»; *9*], *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. [17; IV; «–»; *12*], *Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr. [21; V; «–»; *10*], *Phyllodoce caerulea* (L.) Bab. [7, 15, 16; III; «+»; *12*], *Rhododendron aureum* Georgi [1—4, 6—9, 12, 15—17; I; «++»; *16*], *R. redowskianum* Maxim. [17; IV; «+»; *12*], *Vaccinium minus* (Lodd.) Worosch. [17; IV; «–»; *12*], *V. myrtillus* L. [16; V; «+»; *3*], *V. uliginosum* L. [4, 7, 12, 15—17; II; «+»; *9*], *V. vitis-idaea* L. [1—3, 6, 7, 9, 15, 16; I; «+»; *2*].

Fabaceae. Astragalus frigidus (L.) A. Gray [15; V; «–»; *6*], *Hedysarum inundatum* Turcz. [13; V; «–»; *15*].

Fumariaceae. Corydalis gigantea Trautv. et Mey. [2, 9; V; «+»; *5*], *Dicentra peregrina* (J. Rudolph) Makino [24; V; «–»; *17*].

Gentianaceae. Gentiana algida Pall. [16; V; «–»; *13*], *Swertia stenopetala* (Regel et Til.) Pissjauk. [16; V; «–»; *15*].

Geraniaceae. Geranium erianthum DC. [2, 6, 9—11, 13; IV; «–»; *7*].

Grossulariaceae. *Ribes triste* Pall. [24; V; «–»; *5*].

Hippuridaceae. *Hippuris vulgaris* L. [22; V; «–»; *8*].

Iridaceae. *Iris laevigata* Fisch. et Mey. [19; V; «+»; *8*].

Juncaceae. *Juncus biglumis* L. [20; V; «–»; *13*], *J. brachyspathus* Maxim. [20; V; «–»; *8*], *J. castaneus* Smith [20; V; «–»; *13*], *J. filiformis* L. [20; IV; «+»; *8*], *Luzula confusa* Lindb. [15, 16; V; «–»; *12*], *L. melanocarpa* (Michx.) Desv. [15, 16; IV; «–»; *13*], *L. parviflora* (Ehrh.) Desv. [15, 16; V; «–»; *13*], *L. rufescens* Fisch. ex E. Mey. [15; V; «–»; *6*], *L. sibirica* V. Krecz. [13, 15, 16; IV; «–»; *15*], *L. unalaschkensis* (Buchenau) Satake [16; V; «–»; *13*], *L. wahlenbergii* Rupr. [16; V; «–»; *11*].

Lentibulariaceae. Pinguicula variegata Turcz. [16; V; «–»; *11*], *P. villosa* L. [16; V; «–»; *10*].

Liliaceae. *Lilium pensylvanicum* Ker-Gawl. [15; V; «–»; *7*].

Melanthiaceae. *Acelidanthus anticleoides* Trautv. et C. A. Mey. [16, 17; V «–»; *13*], *Tofieldia coccinea* Richards. [16; V; «–»; *12*], *Veratrum oxysepalum* Turcz. [1, 2, 5, 6, 9, 11, 13, 15, 16; II; «–»; *7*].

Onagraceae. *Chamerion angustifolium* (L.) Holub [5; V; «–»; *6*], *C. latifolium* (L.) Holub [23, 24; V; «–»; *18*], *Epilobium palustre* L. [20; V; «–»; *9*].

Orobanchaceae. *Boschniakia rossica* (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch. [2, 9; V; «–»; -].

Oxalidaceae. *Oxalis acetosella* L. [1, 2, 6; V; «–»; *3*].

Parnassiaceae. *Parnassia palustris* L. [14—16; IV; «–»; *8*].

Poaceae. *Agrostis clavata* Trin. [5; V; «–»; *7*], *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb. [20; V; «–»; *9*], *Avenula dahurica* (Kom.) Holub [13, 14; V; «+»; *7*], *Bromopsis pumpelliana* (Scribn.) Holub [5, 6, 9—11, 13; IV; «–»; *7*], *Calamagrostis lapponica* (Wahlend.) C. Hartm. [7, 16; IV; «–»; *1*], *C. purpurea* (Trin.) Trin. [1—15, 20; I; «++»; *7*], *Cinna latifolia* (Trev.) Griseb. [5; V; «–»; *5*], *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. [3; V; «–»; *7*], *Elymus confusus* (Roshev.) Tzvel. [15; V; «–»; *1*], *Elytrigia jacutorum* (Nevski) Nevski [15; V; «–»; *1*], *Festuca altaica* Trin. [13, 15; IV; «+»; *1*], *F. chionobia* Egor. et Sipl. [17; V; «–»; *14*], *F. ovina* L. [15; IV; «+»; *1*], *F. rubra* L. [5, 6, 11, 13—15; III; «–»; *7*], *Hierochloë alpina* (Sw.) Roem. et Schult. [17, 18; IV; «–»; *12*], *Poa alpigena* (Blytt) Lindm. [16; V; «–»; *13*], *P. annua* L. [5; V; «–»; *7*], *P. arctica* R. Br. [23; V; «–»; *13*], *P. glauca* Vahl [15; V; «–»; *1*], *P. nemoralis* L. [5; V; «–»; *4*], *P. paucispicula* Scribn. et Merr. [16; V; «–»; *14*], *P. raduliformis* Probat. [13; V; «–»; *6*], *P. sibirica* Roshev. [13; IV; «–»; *6*], *P. skvortzovii* Probat. [13; V; «–»; *4*], *Trisetum molle* Kunth [13; V; «–»; *18*], *T. seravschanicum* Roshev. [13; V; «–»; *17*].

Polemoniaceae. *Polemonium villosum* J. Rudolph ex Georgi [6, 9, 11, 13; IV; «–»; *7*].

Polygonaceae. *Aconogonon tripterocarpum* (A. Gray) Hara [13, 15; IV; «–»; *13*], *Bistorta elliptica* (Willd. ex Spreng.) Kom. [13, 15; IV; «–»; *15*], *B. vivipara* (L.) S. F. Gray [13, 15, 16, 20; III; «–»; *13*], *Oxyria digyna* (L.) Hill [23; V; «–»; *18*], *Rheum compactum* L. [13; V; «+»; *18*].

Portulacaceae. *Claytonia soczaviana* Jurtz. [16, 17; IV; «–»; *13*].

Primulaceae. *Primula cuneifolia* Ledeb. [16; V; «–»; *15*], *Trientalis europaea* L. [13, 15; IV; «–»; *3*].

Pyrolaceae. *Moneses uniflora* (L.) A. Gray [1; V; «–»; *3*], *Orthilia obtusata* (Turcz.) Hara [2; V; «–»; *3*], *O. secunda* (L.) House [15; IV; «–»; *3*], *Pyrola incarnata* (DC.) Freyn [1; V; «–»; *3*], *P. minor* L. [15; V; «–»; *3*].

Ranunculaceae. *Aconitum karafutense* Miyabe et Nakai [2, 5, 6, 9, 11, 13; IV; «–»; *5*], *A. subvillosum* Worosch. [5; V; «–»; *5*], *A. umbrosum* (Korsh.) Kom. [2, 5, 6, 9, 11, 13; III; «+»; *15*], *A. volubile* Pall. ex Koelle [5; V; «–»; *5*], *Aquilegia amurensis* Kom. [23, 25; V; «–»; *17*], *Atragene ochotensis* Pall. [15; V; «–»; *4*], *Caltha sibirica* (Regel) Makino [22; V; «+»; *8*], *Clematis fusca* Turcz. [13; V; «–»; *6*], *Coptis trifolia* (L.) Salisb. [3, 4, 12, 15, 20; III; «+»; *9*], *Pulsatilla ajanensis* Regel et Tiling [15; V; «–»; *1*], *Ranunculus borealis* Trautv. [6, 11, 13; V; «–»; *6*], *R. hyperboreus* Rottb. [13; V; «–»; *13*], *R. monophyllus* Ovcz. [13; V;«–»; *7*], *R. pygmaeus* Wahlenb. [16; V; «–»;

14], *Thalictrum contortum* L. [13; IV; «–»; *6*], *T. kemense* (Fries) Koch [13, 15; IV; «–»; *5*], *Trollius uniflorus* Sipl. [2, 6, 9—11, 13; III; «+»; *15*].

Rosaceae. *Aruncus asiaticus* Pojark. [2, 5, 6, 9; IV; «–»; *4*], *Comarum palustre* L. [19, 22; V; «–»; *8*], *Dryas ajanensis* Juz. [17; V; «+»; *12*], *Filipendula palmata* (Pall.) Maxim. [5; V; «–»; *5*], *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz [15; IV; «+»; *1*], *Potentilla elegans* Cham. et Schlecht. [17; V; «–»; *12*], *P. gelida* C. A. Mey. [13, 15; IV; «–»; *15*], *Rosa acicularis* Lindl. [2; V; «–»; *4*], *Rubus arcticus* L. [2, 6, 13—15; III; «–»; *6*], *R. chamaemorus* L. [4, 21; IV; «–»; *10*], *R. humulifolius* C. A. Mey. [1; V; «–»; *9*], *R. komarovii* Nakai [24; V; «–»; *6*], *R. sachalinensis* Levl. [1; V; «–»; *6*], *Sanguisorba sitchensis* C. A. Mey. [2, 6, 9, 11, 13; III; «+»; *7*], *Sibbaldia procumbens* L. [15; V; «+»; *1*], *Sieversia pusilla* (Gaertn.) Hult. [15—17; III; «+»; *12*], *Sorbaria pallasii* (G. Don fil.) Pojark. [24; IV; «–»; *17*], *Sorbus sambucifolia* Cham. et Schlecht. [6, 9; IV; «+»; *15*], *S. sibirica* Hedl. [5; V; «–»; *3*], *Spiraea beauverdiana* Schneid. [2, 5, 6, 9, 13, 15, 16; II; «+»; *1*].

Rubiaceae. *Galium boreale* L. [13; V; «–»; *6*], *G. trifidum* L. [19; V; «–»; *8*].

Salicaceae. *Populus suaveolens* Fisch. [5, 23; V; «–»; *5*], *Salix berberifolia* Pall. [17; V; «–»; *12*], *S. cardiophylla* Trautv. et Mey. [5; V; «–»; *5*], *S. divaricata* Pall. [11; V; «–»; *13*], *S. fuscescens* Anderss. [21; IV; «+»; *10*], *S. glauca* L. [11; V; «–»; *13*], *S. hastata* L. [11; V; «–»; *13*], *S. krylovii* E. Wolf [11; III; «+»; *15*], *S. phlebophylla* Anderss. [17; V; «–»; *12*], *S. saxatilis* Turcz. ex Ledeb. [15, 20; IV; «+»; *13*], *S. schwerinii* E. Wolf [10; V; «–»; *5*], *S. turczaninowii* Laksch. [16; V; «–»; *14*], *S. udensis* Trautv. et Mey. [10; IV; «+»; *5*].

Saxifragaceae. *Chrysosplenium alternifolium* L. [5; V; «–»; *5*], *C. ramosum* Maxim. [5; V; «–»; *5*], *Mitella nuda* L. [5; V; «–»; *3*], *Saxifraga aestivalis* Fisch. et Mey. [13; V; «–»; *15*], *S. cernua* L. [15; V; «–»; *13*], *S. foliolosa* R. Br. [15; V; «–»; *13*], *S. merkii* Fisch. ex Sternb. [16; V; «–»; *14*], *S. nelsoniana* D. Don [16; V; «–»; *13*], *S. nudicaulis* D. Don [16; V; «–»; *13*], *S. punctata* L. [13; V; «–»; *18*], *S. spinulosa* Adam [25; V; «–»; *17*].

Scheuchzeriaceae. *Scheuchzeria palustris* L. [20; V; «–»; *10*].

Scrophulariaceae. *Lagotis minor* (Willd.) Standl. [15, 20; V; «–»; *13*], *Pedicularis labradorica* Wirsing [15; V; «–»; *1*], *P. lapponica* L. [15—17; IV; «–»; *10*], *P. oederi* Vahl [15, 16; V; «–»; *13*], *P. verticillata* L. [15, 16; IV; «–»; *15*].

Trilliaceae. *Paris hexaphylla* Cham. [2; V; «–»; *4*].

Valerianaceae. *Patrinia sibirica* (L.) Juss. [15; V; «–»; *1*], *Valeriana capitata* Pall. ex Link [13; V; «–»; *13*], *V. transjenisensis* Kreyer [13; V; «–»; *6*].

Violaceae. *Viola biflora* L. [13; V; «–»; *15*], *V. epipsiloides* A. et D. Löve [13; IV; «–»; *15*], *V. kusnezowiana* W. Beck. [6, 9; IV; «+»; *15*].

Ведущие по числу видов семейства и роды показаны в табл. 1.

Остальные семейства и роды представлены 5 и менее видами. 10 первых семейств объединяют 66 % видового состава, 10 первых родов — 32 %. Среднее число видов в роде — 1.9.

Отношение числа видов к числу родов оказалось довольно низким, поэтому встал вопрос о полноте выявления флоры осевой части хр. Ям-Алинь. При этом общее число выявленных видов хорошо соответствует таковому для гипоарктических конкретных флор и довольно разных высокогорных конкретных флор внетропических регионов Евразии (Толмачев, 1974; Ревушкин, 1988). Выявилось, что величина отношения числа видов к числу родов (1.9) вполне согласуется с таковой для соседних флор, так как довольно разновеликие локальные флоры соседних территорий характеризуются отношением числа видов к числу родов от 1.8 до 2.3 (табл. 2). Кроме того, величина 1.9 для осевой части хр. Ям-Алинь хорошо согласуется с намеченной тенденцией уменьшения этого отношения при уменьшении размеров рассматриваемой территории (Толмачев, 1974; Шмидт, 1984). Поэтому выявленное отношение числа видов к числу родов действительно является характеристикой изученной флоры, а не показателем неполноты выявления видового состава.

ТАБЛИЦА 1

Ведущие семейства и роды

Семейство	Число видов	Семейство	Род	Число видов
Cyperaceae	47	*Saxifragaceae*		11
Asteraceae	29	*Apiaceae*		6
Poaceae	26	*Caryophyllaceae*		6
Rosaceae	20		*Carex*	39
Ericaceae	18		*Salix*	12
Ranunculaceae	17		*Poa*	9
Salicaceae	13		*Saxifraga*	8
Juncaceae	11		*Luzula*	7

ТАБЛИЦА 2

Соотношение числа видов и числа родов в локальных флорах региона

Территория (локальная флора)	Площадь, км^2	Число видов и родов	Среднее число видов в роде	Источник
Северная часть хр. Ям-Алинь	100	265/147	1.8	Шлоттауэр, 1990
Полен-Гурское междуречье	525	675/356	1.9	Карпенко, 1979
Хальдже-Амурское междуречье	530	547/275 (без 97 адвентивных видов)	2.0	Комарова, 1971
Комсомольский заповедник	612	635/323	2.0	Ван, 1988
Хинганский заповедник	795	811/401	2.0	Кудрин, Якубов, 1991
Большехехцирский заповедник	450	896/444	2.0	Мельникова, 1987
Высокогорья хребта Сихотэ-Алинь	?	413/198	2.1	Вышин, 1990
Удыль-Кизинская и Амуро-Амгуньская низменности	порядка 2000—3000	762/370	2.1	Шага, 1986
Сихотэ-Алиньский заповедник	3600	827/395	2.1	Шеметова, 1975
Буреинский заповедник	3584	479/205	2.3	Петелин, Кожевников, рукопись
Восточная часть хр. Тукурингра	1500	780/343	2.3	Флора..., 1981

Для осевой части хр. Ям-Алинь выявлено следующее соотношение видов сосудистых растений по их распространению по профилю гор: приуроченных к горно-бореальному поясу — 48 %, к подгольцовому и субальпийскому — 32 %, к гольцовому и альпийскому — 20 %. По типу секторного распространения преобладают циркумполярные виды (29 %); многочисленны восточносибирско-дальневосточные (15 %), сибирско-дальневосточные (15 %) и дальневосточные (13 %) виды. В таблицах 3 и 4 приведено распределение по эколого-ценотическим группам видов различного секторного распространения, активных видов, ценотически активных видов. Большое число активных и ценотически активных видов являются видами переходно-болотной, тундровой, субальпийской и немногих других эколого-ценотических групп.

Я глубоко благодарен В. Ю. Баркалову, А. Е. Кожевникову, Н. С. Пробатовой, В. В. Якубову, а также Т. А. Безделевой, А. Н. Беркутенко, И. Б. Вышину,

ТАБЛИЦА 3

Численное распределение видов различного секторного распространения по эколого-ценотическим группам

Эколого-ценотическая группа	Число видов									Всего
	ДВ	ВС-ДВ	С-ДВ	Е	ДВ-А	ВС-А	С-А	Ц	П	
1	2	4	1	2	1	—	3	8	—	21
2	—	—	—	1	—	—	—	1	—	2
3	1	—	2	3	2	—	1	11	—	20
4	4	2	—	—	—	—	—	2	—	8
5	9	6	4	1	—	—	—	2	—	23
6	3	4	5	5	—	—	—	3	—	20
7	1	4	4	3	2	1	1	5	4	25
8	1	3	5	2	—	1	1	6	3	22
9	1	—	1	3	1	4	1	12	1	24
10	1	—	—	1	—	2	—	7	—	11
11	1	—	—	—	—	1	1	1	—	4
12	4	3	4	1	2	3	1	6	—	24
13	1	5	5	3	2	5	2	12	—	35
14	—	2	1	—	—	1	—	1	—	5
15	6	4	8	1	1	2	1	2	—	25
16	—	3	—	—	—	—	—	—	—	3
17	3	2	3	—	—	1	—	3	—	12
18	2	4	1	—	—	1	1	6	—	15
Всего	40	46	44	26	11	23	13	88	8	299

Примечание. Сектора: ДВ — дальневосточный, ВС — восточносибирский, С — сибирский, Е — евразиатский, А — северо-американский, Ц — циркумполярный, П — плюрирегиональный. Названия эколого-ценотических групп приведены перед таксономическим списком видов. В таблице не учтен вид *Boschniakia rossica.*

ТАБЛИЦА 4

Численное распределение активных и ценотически активных видов по эколого-ценотическим группам

Эколого-ценотическая группа	Число видов		Эколого-ценотическая группа	Число видов	
	активных	ценотически активных		активных	ценотически активных
1	1	6	*10*	—	5
2	1	1	*11*	—	2
3	1	4	*12*	5	10
4	1	1	*13*	1	2
5	1	3	*14*	—	—
6	2	2	*15*	7	8
7	4	4	*16*	3	3
8	—	9	*17*	—	—
9	5	10	*18*	—	1
			Всего	32	71

В. А. Недолужко, Н. С. Павловой за помощь в определении разных групп растений. Я признателен Д. А. Петелину и А. Е. Кожевникову за предоставление неопубликованных характеристик флоры Буреинского заповедника.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баландин С. А. Сухие щебнистые горные тундры Центральной Чукотки (эколого-фитоценологическая характеристика, анализ флороценотического комплекса) // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 4. С. 603—612; № 5. С. 712—721.

Буторина Т. Н. Эколого-ценотический анализ кустарничково-травяного яруса лесных ассоциаций // Типы лесов Сибири. М., 1963. С. 30—51.

Ван В. М. Сосудистые растения Комсомольского заповедника (Хабаровский край) // Комаровские чтения. Владивосток, 1988. Вып. 35. С. 69—122.

Верхолат В. П. Ценоэлементы флоры лесов южного Сихотэ-Алиня // Исследование и конструирование ландшафтов Дальнего Востока и Сибири. Владивосток, 1996. С. 54—88.

Вышин И. Б. Сосудистые растения высокогорий Сихотэ-Алиня. Владивосток, 1990. 186 с.

Галанин А. В. Экотопологическая структура флоры хребта Куркуре (Восточный Алтай) // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 10. С. 1401—1413.

Геология СССР. М., 1966. Т. 19. Хабаровский край и Амурская область. Ч. 1. 736 с.

Готванский В. И. Четвертичное оледенение хребта Ям-Алинь // Вопросы географии Дальнего Востока. Хабаровск, 1960. Сб. 4. С. 78—81.

Зозулин Г. М. Взаимоотношения лесной и травянистой растительности в Центрально-Черноземном госзаповеднике // Тр. Центрально-Черноземного госзаповедника. 1955. Вып. 3. С. 102—234.

Ильинская С. А. Изучение синузиальной структуры лесных сообществ // Типы лесов Сибири. М., 1963. С. 5—29.

Камелин Р. В. Кухистанский округ горной Средней Азии. Л., 1979. 118 с.

Карпенко Н. П. Флора и растительность Полен-Гурского междуречья (Нижнее Приамурье): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1979. 20 с.

Клеопов Ю. Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев, 1990. 352 с.

Комарова Т. А. Растительный покров Хальдже-Амурского междуречья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1971. 20 с.

Крылов А. Г. Ценотический анализ флоры кедровых лесов Алтая // Типы лесов Сибири. Красноярск, 1969. Вып. 2. С. 3—24.

Крылов А. Г. Жизненные формы лесных фитоценозов. Л., 1984. 182 с.

Куваев В. В. Понятие голо- и ценоареала на примере некоторых лекарственных растений // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 8. С. 1121—1126.

Кудрин С. Г., Якубов В. В. Сосудистые растения Хинганского заповедника (Аннотированный список). М., 1991. 68 с.

Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.

Малышев Л. И., Пешкова Г. А. Особенности и генезис флоры Сибири (Прибайкалье и Забайкалье). Новосибирск, 1984. 265 с.

Мельникова А. Б. Сосудистые растения Большехехцирского государственного заповедника (Хабаровский край): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1987. 24 с.

Ниценко А. А. К истории формирования современных типов мелколиственных лесов северо-запада европейской части СССР // Бот. журн. 1969а. Т. 54. № 1. С. 3—13.

Ниценко А. А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. 1969б. Т. 54. № 7. С. 1002—1014.

Норин Б. Н. Использование синузиального строения растительного покрова для флороценотического анализа геоботанических выделов // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 4. С. 544—547.

Норин Б. Н. Структура растительных сообществ восточно-европейской лесотундры. Л., 1979. 200 с.

Осипов С. В. Флористические новинки для Амуро-Удского междуречья (Амурская область и Хабаровский край) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 11. С. 1626—1629.

Осипов С. В. Эколого-ценотические особенности флоры мезокомплекса авлая хребта Ям-Алинь (Амуро-Удское междуречье) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 3. С. 350—358.

Осипов С. В. Растительный покров осевой части хребта Ям-Алинь (Дальний Восток, Амуро-Удское междуречье). Типы фитоценозов // Бот. журн. 1994а. Т. 79. № 4. С. 99—110.

Осипов С. В. Растительный покров осевой части хребта Ям-Алинь (Дальний Восток, Амуро-Удское междуречье). Типы территориальных единиц // Бот. журн. 1994б. Т. 79. № 7. С. 66—74.

Петелин Д. А., Кожевников А. Е. Сосудистые растения Буреинского заповедника (Хабаровский край). Рукопись.

Попов М. Г. Краткий анализ флоры цветковых растений Сахалина // Бот. журн. 1951. Т. 36. № 4. С. 376—387.

Разживин В. Ю. Анализ нивального флороценотического комплекса Чукотской тундры // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 8. С. 1001—1010.

Ревушкин А. С. Высокогорная флора Алтая. Томск, 1988. 318 с.

Седельников В. П. Ценотическая структура высокогорной флоры Алтае-Саянской горной области // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 129—134.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985—1995. Т. 1—7.

Толмачев А. И. О флоре острова Сахалин. М.; Л., 1959. 104 с. (Комаровские чтения. № 12).

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.

Флора и растительность хребта Тукурингра (Амурская область). М., 1981. 268 с.

Хохряков А. П. Анализ флоры Колымского нагорья. М., 1989. 152 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Шага Н. И. Сосудистые растения Удыль-Кизинской и Амуро-Амгуньской низменности (Нижний Амур): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1986. 22 с.

Шеметова Н. С. Флора и растительность Сихотэ-Алинского государственного заповедника // Флора и растительность прибрежных районов юга Дальнего Востока. Владивосток, 1975. С. 5—85.

Шлотгауэр С. Д. Новые и редкие виды для флоры высокогорий центральной части советского Дальнего Востока // Новости систематики высших растений. 1986. Т. 23. С. 263—270.

Шлотгауэр С. Д. Растительный мир субокеанических высокогорий. М., 1990. 225 с.

Шлотгауэр С. Д., Варченко Л. И. Сравнительный анализ равновеликих флор субокеанических высокогорий Дальнего Востока. Хабаровск, 1990. 72 с.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л., 1968. 236 с.

Юрцев Б. А. Флора как базовое понятие флористики: содержание понятия, подходы к изучению // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 242—266.

Юрцев Б. А., Камелин Р. В. Очерк системы основных понятий флористики // Там же. 1987. С. 242—266.

Якубов В. В. К флоре верхней части бассейна р. Селемджа (северо-восток Амурской области) // Комаровские чтения. Владивосток, 1992. Вып. 39. С. 134—173.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток

Получено 13 VI 1996

SUMMARY

300 species of vascular plants are found. The habitats, activity (according to B. A. Yurtsev) and coenotical activity (according to B. N. Norin) are pointed for each species on to the territory investigated. Some taxonomical, geographical and ecocoenotical spectra are shown.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 576.16 : 582.572.2 (235.211/214)

© И. Г. Левичев, Д. Наврузшоев

НОВЫЙ ВИД РОДА *GAGEA* (*LILIACEAE*) ИЗ ПАМИРО-АЛАЯ

I. G. LEVICHEV, D. NAVRUZSHOEV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *GAGEA* (*LILIACEAE*) FROM THE PAMIRO-ALAI

С подгорных шлейфов в среднем течении р. Пяндж (Таджикистан) описан новый вид рода *Gagea* из sect. *Graminifolia*.

Gagea schugnanica Levichev et Navruzshoev sp. nov. (sect. *Graminifolia* Levichev). — Bulbus 5—8 mm in diam., guttiformis, bulbillis nullis, tunicis fuscidulo-griseis tenuiter coriaceis, in collum breve fibrillosis continuatis tectus, radicibus sclerificatis paucis circumcinctus. Bulbus exemplarium immaturorum stolonem 20—30 mm lg., bulbillo vegetativo globoso terminatum formant. Caulis 15—40 mm lg., plerumque solo immersus, sectione teres. Folium radicale unicum (in statu immaturo — 1—2), gramineum, ad 1.5 mm latum, lineare, sensim attenuatum, sectione canaliculato-angulosum, inflorescentiam superans. Folia caulina verticillata, pauca, radicali conformia; inferius inflorescentiae aequilongum. Inflorescentia umbelliformis, 1—2(3)-flora, pedicellis inaequalibus, 5—20 mm lg., pubescentibus. Perianthii phylla 10—13 mm longa, 1—1.5 mm lata, anguste lanceolata, acutata, ab interiore flava, extus viridia; interiora breviora et angustiora, albo-marginata. Antherae flavae, lineares, ad 2.5 mm longae, dehiscentes — vix breviores. Ovarium anguste ellipticum, sessile. Capsula (?).

Habitat in declivibus subtiliter argillosis in systema fl. Pjandzh.

Typus: Tadzhikistan, prope urb. Chorog: jugum Ruschanicum, in adjacentibus pagi Porschinev, 2100 m s. m., Aprili, anno 1982, D. Navruzshoev 391 (LE, isotypus TAD).

Affinitas. A *G. hissarica* Lipsky perianthii phyllis angustis et oecologia differt, a *G. graminifolia* Vved., *G. vegeta* Vved. et ceteris speciebus sect. *Graminifolia* Levichev stolone in statu immaturo distinguitur.

Луковица 5—8 мм в диам., каплевидная, без луковичек, покрыта буровато-серыми тонкокожистыми, продолженными в короткую мочалящуюся шейку оболочками, рыхло охвачена склерифицированными корнями. Луковица имматурных особей образует столон 20—30 мм дл. с одиночной шаровидной вегетативной луковичкой на конце. Стебель 15—40 мм дл., большей частью погружен в почву, на срезе округлый. Прикорневой лист одиночный (в имматурной стадии — 1—2), злаковидный, до 1.5 мм шир., линейный, постепенно сужающийся, на срезе желобчато-угловатый, превышает соцветие. Стеблевые листья мутовчатые, немногочисленные, схожи с прикорневыми; нижний равен соцветию. Соцветие зонтиковидное, 1—2(3)-цветковые. Цветоножки неравные, 5—20 мм дл., опушенные. Листочки околоцветника 10—13 мм дл., 1—1.5 мм шир., узколанцетные, острые, внутри желтые, снаружи зеленые; внутренние короче и у́же, белоокаймленные. Пыльники желтые, линейные, до 2.5 мм дл., вскрывшиеся — чуть короче. Завязь узкоэллиптическая, сидячая. Коробочка (?).

Растет на мелкоземистых склонах в бассейне р. Пяндж.

Тип: Таджикистан, близ г. Хорог: Рушанский хр., в окр. кишл. Поршинев, h — 2100 м над ур. м., апрель 1982, Д. Наврузшоев 391 (LE, isotypus TAD).

Родство. От *G. hissarica* Lipsky отличается узкими листочками и экологией, а от *G. graminifolia* Vved., *G. vegeta* Vved. и других представителей sect. *Graminifolia* Levichev отличается наличием столона в имматурной стадии.

Гербарных материалов по роду *Gagea*, из-за очень ранних сроков вегетации гусиных луков, всегда недостаточно и они отрывочны. Вид описан с территории Таджикистана, однако общность физико-географических условий отрезка долины р. Пяндж (от Хорога до Ванча) позволяет ожидать находки этого локально распространенного вида и на афганской территории Шугнана.

Представители sect. *Graminifolia* Levichev характеризуются зонтиковидным соцветием, злаковидными (заостренными по кромке) листьями, продолговатой коробочкой, плоскими семенами (Левичев, 1990). Секцию составляют: *G. hissarica* Lipsky, *G. graminifolia* Vved., *G. dayana* Chodat et Beauverd in Dinsmore, *G. vegeta* Vved., *G. ugamica* Pavl., *G. procera* Mouterde, *G. nabievii* Levichev, *G. ludmilae* Levichev, *G. schugnanica* Levichev et Navruzshoev, *G. alexeijana* R. Kam. (nom. nud.), *G. dugoba* Levichev (ined.), *G. rugosa* Levichev (ined.). Перечисленные виды обладают локальными, часто очень небольшими по площади ареалами. У некоторых из них ареалы соприкасаются, реже частично перекрываются. Даже при наложении ареалов виды практически не контактируют между собой, так как распространены на разных высотных ступенях, либо в контрастных местообитаниях. Ареал секции не выходит за пределы Юго-Западной Азии. Внутри этого региона наибольшее разнообразие представителей секции сосредоточено вдоль западных границ Тянь-Шаня и Памиро-Алая.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Левичев И. Г. Конспект рода *Gagea (Liliaceae)* Западного Тянь-Шаня // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 2. С. 225—234.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Памирский биологический институт
г. Хорог, Таджикистан

Получено 16 IX 1996

УДК 005 : 576.16 : 582.951.6 (235.223)

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 9

© Н. В. Степанов

VERONICA TAIGISCHENSIS (*SCROPHULARIACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ИЗ ЗАПАДНОГО САЯНА

N. V. STEPANOV. *VERONICA TAIGISCHENSIS* (*SCROPHULARIACEAE*), A NEW SPECIES FROM THE WEST SAYAN

Приведено описание нового для науки вида.

Во время экспедиционных исследований черневой тайги северо-восточной части Западного Саяна в 1989 г. нами были отмечены растения, внешне сходные с *Veronica longifolia* L. Внимание привлекла их некоторая необычность, вызванная сильно разветвленными, полегающими побегами и глубоко надрезанными листьями. Растения произрастали по краю обрывистого берега р. Тайгиш под пологом пихтово-кедрового сообщества, имеющего обильное покрытие из зеленых мхов (soc) и редкого мелкотравья (sp).

Несколько растений было собрано в гербарий, а 2 растения были перенесены на интродукционный участок, расположенный в низкогорной части Западного Саяна (пос. Танзыбей). Как оказалось, в культуре на затененном участке в течение 1990—1996 гг. растения сохранили все свои характерные особенности. На хорошо освещенном участке полегание побегов происходило несколько позже по фенофазе (не в начале цветения, а к началу плодоношения). При семенном размножении также сохранялись все характерные особенности расы (к настоящему времени осуществлены наблюдения за растениями третьего поколения).

По сравнению с типичной вероникой длиннолистной, обычной в Саянах, обнаруженные экземпляры в 1.5—2 раза меньшей высоты, менее активно размножающиеся вегетативно и вследствие этого менее конкурентоспособные: при совместном произрастании тайгишские растения через 2—3 года выпадают из культуры.

Как оказалось, оригинальная вероника принадлежит секции *Pseudo-lysimachium* Koch. Таксономически занимает межподсекционное положение. С видами подсекции *Spuriae* (Holub) A. Jelen. (*V. spuria* L.) сходна формой листьев (клиновидное основание), но экологически ближе к виду другой подсекции — *V. longifolia* L. (подсекция *Longifoliae* (Holub) A. Jelen.). Аналогичное можно сказать и в отношении самобытного дальневосточного вида *V. rotunda* Nakai *(V. komarovii* Monjuschko), также занимающего межподсекционное положение (Еленевский, 1978).

Если по габитусу, консистенции листьев, экологии наши растения сравнительно легко отличить от *V. spuria*, то отграничить их от *V. longifolia*, полиморфного широкораспространенного вида (Монюшко, 1924; Борисова, 1955; Hegi, 1976; Еленевский, 1978; Иванина, 1991), более сложно.

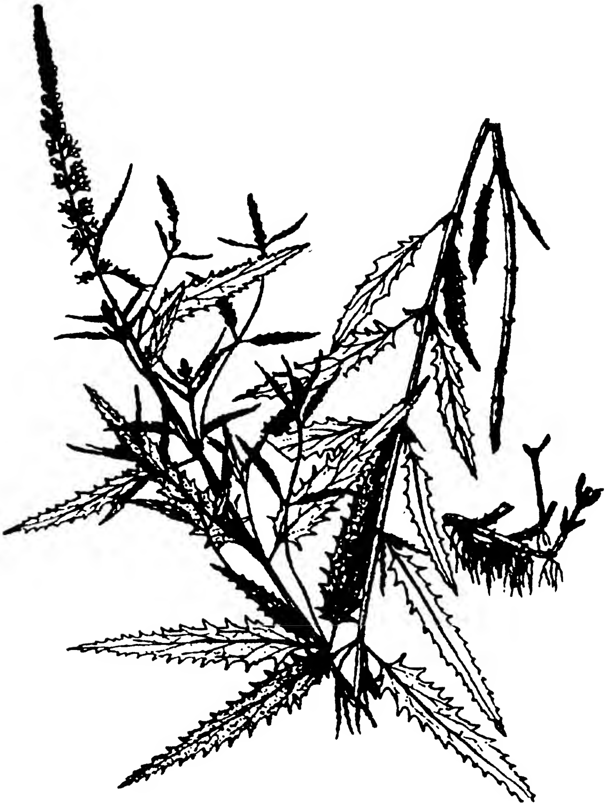
Известно, что со времени описания вида К. Линнеем многие уклоняющиеся формы *V. longifolia* были описаны как самостоятельные виды. А. Г. Еленевский (1978) приводит для *V. longifolia* 50 синонимов. Иногда исследователи принимают видовой или подвидовой ранг некоторых рас (Hegi, 1976; Ворошилов, 1982, и др.).

Интересную расу вероники длиннолистной с юга Красноярского края норвежский ботаник H. Printz (1921) описал как новый вид (*V. pseudolongifolia*), позднее сведенный в синонимы *V. longifolia* (Еленевский, 1978). В качестве диагностических признаков Printz (1921 : 380) приводил листья «практически сидячие или очень короткочерешковые; черешок около 1—2 мм дл.». Как хорошо отграниченный таксон, *V. pseudolongifolia* приводится В. Н. Ворошиловым (1982) для Дальнего Востока. Признает за расой видовую самостоятельность и Л. И. Иванина (1991). Но, как заметил В. А. Монюшко (1924), диагнозу Printz соответствуют только раннелетние растения с нераспустившимися цветками. У цветущих же экземпляров короткие (1—2 мм) черешки практически не встречаются. Это подтверждается и нашими наблюдениями.

В результате детальных исследований полиморфизма *V. longifolia* Еленевский (1968) обнаружил определенные географические закономерности в изменчивости листьев. Так, изменение длины черешка и ширины листовой пластинки носит клинальный характер: «...наиболее длинные черешки имеют растения из южных районов лесной полосы европейской части СССР. С продвижением к востоку идет укорочение черешков, причем черешки забайкальских растений в среднем в 2 раза короче, чем у европейских; уссурийские растения имеют еще более короткие черешки — в среднем не более 3 мм...» (Еленевский, 1968 : 66).

Таким образом, растения тайгишской вероники еще более контрастно выделяются на общем фоне изменчивости *V. longifolia* s. lat., имея довольно длинночерешковые (10—15 мм) листья. Также отмечены и другие особенности, нехарактерные для *V. longifolia*: сильно разветвленные в верхней половине полегающие стебли, глубоко надрезанная листовая пластинка (см. рисунок), крупные семена. Своеобразие наших растений позволяет предполагать, что мы имеем дело с особым видом, описание которого приводим далее.

Veronica taigischensis Stepanov sp. nov. — Caules 40—60 cm alti, procumbentes (aliquando tempore florendi erecti, curvati), dimidio superiore ramosi. Rami fertiles (nodi



Veronica taigischensis.

1—6 a inflorescentia primaria) fructificatione accrescentes ad 25—30 mm longi, saepe in nodis superioribus ramosi et inflorescentias tertiarias formantes. Folia opposita, elongato-lanceolata, margine pinnatifida. Dentes pauci (ab utroque latere 10—20), 3—7 mm longi, partia indivisae semilaminae aequilongi vel ea sesqui breviores. Petioli 10—15 mm longi. Inflorescentia paniculato-racemosa e racemis multis lateralibus et terminali composita. Racemi 8—14 cm longi, in parte inferiore floribus ad 5—10 mm remotis, post anthesin vix accrescentes. Bracteae lineares vel subulatae ad flores inferiores ad 10—15 mm longae, in parte inflorescentiae superiore apiculosum dentium calysic subattingentes. Pedicellus 2—2.5 mm longus, calyce 1.2—2-plo brevior. Calyx 3.5—4 mm longus, ad 3/4 in dentes 4 elongato-lanceolatos acutos incisus. Corolla cyaneo-violacea, 6 mm longa. Capsulae 2.5—3 mm in diam., rotundatae, apice anguste emarginatae. Stylus capsula sesqui longior. Semina ovalia, 0.9—1.2 longa.

Typus: Prov. Krasnojarsk, distr. Karatuzskij, fl. Taigisch ad ostium rivuli Kedran, ripa abrupta, muscosa, in taiga (Pinus sibirica + Abies sibirica), 15 VI 1992, N. Stepanov (NS; isotypi — LE, MW, KRAS, KGU).

Affinitas. A speciebus affinibus subsectionum *Longifoliae* et *Spuriae* caulibus dimidio superiore valde ramosis procumbentibus, forma laminae et seminibus magnis differt.

Стебли 40—60 см, полегающие (изредка во время цветения прямостоячие, искривленные), в верхней половине разветвленные. Генеративные ветви (1—6 узлы от главного соцветия) при плодах удлиняющиеся до 25—30 см, часто в верхних узлах также ветвящиеся и образующие соцветия 3-го порядка. Листья супротивные, удлиненно-ланцетные, по краю перисто надрезанные. Зубцы немногочисленные (по

10—20 с одной стороны), 3—7 мм дл., почти равные или в 1.5 раза короче неразделенной части полупластинки. Черешки 10—15 мм дл. Соцветие метельчато-кистевидное, состоящее из многочисленных боковых и верхушечной кистей. Кисти 8—14 см дл., в нижней части с расставленными на 5—10 мм цветками, по отцветании почти не удлиняющиеся. Прицветники линейные или шиловидные, у нижних цветков до 10—15 мм дл., в верхней части соцветия почти достигающие окончаний зубцов чашечки. Цветоножка 2—2.5 мм дл., в 1.5—2 раза короче чашечки. Чашечка 3.5—4 мм дл., до 3/4 надрезанная на 4 удлиненно-ланцетных острых зубца. Венчик сине-фиолетовый, 6 мм дл. Коробочки 2.5—3 мм в диам., округлые, на верхушке с узкой выемкой. Столбик в 1.5 раза превышает коробочку. Семена овальные, 0.9—1.2 мм дл.

Тип: Красноярский край. Каратузский р-н, р. Тайгиш близ устья ручья Кедран, обрывистый берег, покрытый зелеными мхами в кедрово-пихтовой (Pinus sibirica + Abies sibirica) тайге. 15 VI 1992, Н. В. Степанов (NS; изотипы — LE, MW, KRAS, КГУ).

Родство. От близких видов подсекций *Longifoliae* и *Spuriae* отличается сильно разветвленными, в верхней половине полегающими стеблями, формой листовой пластинки и крупными семенами.

Исследования, положенные в основу статьи, выполнены при поддержке Красноярского краевого фонда науки (грант № 5F0048).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисова А. Г. Род Вероника — *Veronica* L. // Флора СССР. М.—Л., 1955. Т. 22. С. 329—500.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Еленевский А. Г. Заметки по вероникам секции *Pseudolysimachia* C. Koch. // Биол. науки. 1968. № 11. С. 65—69.

Еленевский А. Г. Систематика и география вероник СССР и прилегающих стран. М., 1978. 258 с.

Иванина Л. И. Сем. 124. Норичниковые — *Scrophulariaceae* Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1991. Т. 5. С. 287—371.

Монюшко В. А. К флоре азиатских вероник // Бот. мат. Гербария ГБС РСФСР. 1924. Т. 5. Вып. 7. С. 114—123.

Hegi G. Pseudolysimachion Koch // Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Berlin; Hamburg, 1976. Bd 6. T. 1. S. 144—145.

Printz H. The vegetation of the Siberian—Mongolian frontiers (the Sayansk region). Trondhjem, 1921. 458 p.

Красноярский государственный
университет

Получено 8 X 1996

УДК 582.675.2 (083.72)

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 9

J. E. Lafferrière

TRANSFER OF SPECIFIC AND INFRASPECIFIC TAXA FROM *MAHONIA* TO *BERBERIS* (*BERBERIDACEAE*)

ДЖ. Е. ЛАФЕРЬЕР. ПЕРЕНОС ТАКСОНОВ ВИДОВОГО И ВНУТРИВИДОВОГО РАНГОВ ИЗ *MAHONIA* В *BERBERIS* (*BERBERIDACEAE*)

Specific and infraspecific taxa are formally transferred from *Mahonia* to *Berberis*. New names are created for six of these: *B. assamana, B. gautamai, B. henryi, B. puca, B. tibetensis* and *B. tsailunii*. These names replace the names *Mahonia simonsii, M. sikkimensis, M. conferta, M. morrisonensis, M. taronensis* and *M. mairei*, respectively.

For many years, authors have disagreed on whether to treat *Mahonia* and *Berberis* as one genus or two. An increasing amount of evidence indicates that *Mahonia* is probably paraphyletic, while *Berberis* sensu stricto is quite possibly polyphyletic. The only character consistently separating the two groups is that *Mahonia* has compound leaves, while *Berberis* sensu stricto has simple ones. Compound leaves are ancestral in the family (Loconte, Estes, 1989). Differences in venation in various simple-leaved species suggest that they may be more closely related to certain compound-leaved taxa than they are to each other (Moran, 1982). Hence, reduction in leaf number may have occurred more than once, making *Berberis* sensu stricto an artificial group.

Some of the approximately one hundred species of *Mahonia* have been formally placed in *Berberis* by one author or another, while others have not. Those of us who prefer combining the two genera frequently have to make passing reference to species for which no formal recombination statement has been published. It then becomes necessary either to use a nomen nudum or insert a recombination statement in an unlikely place. Laferrière, for example, published *Berberis siamensis* (Takeda) Laferr. in a footnote to an ethnobotanical paper (Laferrière et al., 1991). It seems preferable to list all the recombinations in the same publication. Ideally, this should be done in a fullfledged monograph, but such a work treating all 600 species of this cosmopolitan group is unlikely in the near future.

The vast majority of synonyms are given by L. Ahrendt (1961). Several recombinations were either overlooked by Ahrendt or made after 1961. Formal recombination statements are given below for the remaining Old World members of *Mahonia*. New World names are being published elsewhere. For six of the taxa, new names are proposed to avoid creation of illegitimate homonyms.

Berberis annamica (Gagnep.) Laferr. comb. nov. — *Mahonia annamica* Gagnep. 1907 in Lecomte, Fl. Gen. Indo-Chine, 1 : 157.

Berberis aristulata (Ahrendt) Laferr. comb. nov. — *Mahonia aristulata* Ahrendt, 1961, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 57 : 310.

Berberis assamana Laferr. nom. nov. — *Mahonia simonsii* Takeda, 1917, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 6 : 222, non *Berberis simonsii* Ahrendt, 1961.

Berberis bealei var. planifolia (Hook. f. et Thoms) Laferr. comb. nov. — *Mahonia bealei* var. *planifolia* Hook. f. et Thoms, 1855, Bot. Mag. 81, t. 4846.

Berberis berberidifolia (P. G. Xiao et Y. S. Wang) Laferr. comb. nov. — *Mahonia berberidifolia* P. G. Xiao et Y. S. Wang. 1985, Acta Phytotax. Sin. 23 : 308.

Berberis bodinieri (Gagnep.) Laferr. comb. nov. — *Mahonia bodinieri* Gagnep. 1908, Bull. Soc. Bot. Fr., Ser. 4, 55(8) : 85.

Berberis borealis (Takeda) Laferr. comb. nov. — *Mahonia borealis* Takeda, 1917, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 6 : 221.

Berberis borealis var. parryi (Ahrendt) Laferr. comb. nov. — *Mahonia borealis* var. *parryi* Ahrendt, 1961, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 57 : 308.

Berberis bracteolata (Takeda) Laferr. comb. nov. — *Mahonia bracteolata* Takeda, 1917, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 6 : 228.

Berberis bracteolata var. zhongdianensis (S. Y. Bao) Laferr. comb. nov. — *Mahonia bracteolata* var. *zhongdianensis* S. Y. Bao, 1987, Acta Phytotax. Sin. 25 : 154.

Berberis breviracema (Y. S. Wang et P. G. Xiao) Laferr. comb. nov. — *Mahonia breviracema* Y. S. Wang et P. G. Xiao, 1985, Acta Phytotax. Sin. 23 : 309.

Berberis caelicolor (S. Y. Bao) Laferr. comb. nov. — *Mahonia caelicolor* S. Y. Bao, 1987, Acta Phytotax. Sin. 25 : 150.

Berberis caesia (Schneid.) Laferr. comb. nov. — *Mahonia caesia* Schneid. 1917, Bot. Gaz. 63 : 519.

Berberis calamicaulis (Spare et Fisch.) Laferr. comb. nov. — *Mahonia calamicaulis* Spare et Fisch. 1929, Kew Bull. 1929 : 249.

Berberis confusa (Sprague) Laferr. comb. nov. — *Mahonia confusa* Sprague, 1912, Kew Bull. 1912 : 339. — *M. zemanii* Schneid. 1913 in Sarg. Pl. Wilson, 1 : 378.

Berberis confusa var. bournei (Ahrendt) Laferr. comb. nov. — *Mahonia confusa* var. *bournei* Ahrendt, 1961, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 57 : 316.

Berberis decipiens (Schneid.) Laferr. comb. nov. — *Mahonia decipiens* Schneid. 1913 in Sarg. Pl. Wilson, 1 : 379.

Berberis discolorifolia (Ahrendt) Laferr. comb. nov. — *Mahonia discolorifolia* Ahrendt, 1961, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 57 : 323.

Berberis dolichostylis (Takeda) Laferr. comb. nov. — *Mahonia dolichostylis* Takeda, 1917, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 6 : 229.

Berberis duclouxiana (Gagnep.) Laferr. comb. nov. — *Mahonia duclouxiana* Gagnep. 1908, Bull. Soc. Bot. Fr., Ser. 4, 55(8) : 87.

Berberis duclouxiana var. hilaica (Ahrendt) Laferr. comb. nov. — *Mahonia duclouxiana* var. *hilaica* Ahrendt, 1961, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 57 : 306.

Berberis eurybracteata (Fedde) Larerr. comb. nov. — *Mahonia eurybracteata* Fedde, 1901, Bot. Jahrb. 31 : 137.

Berberis fargesii (Takeda) Laferr. comb. nov. — *Mahonia fargesii* Takeda, 1917, Notes Roy. Bot. Gard. Eding. 6 : 235.

Berberis feddei (Ahrendt) Laferr. comb. nov. — *Mahonia feddei* Ahrendt, 1961, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 57 : 303.

Berberis flavida (Schneid.) Laferr. comb. nov. — *Mahonia flavida* Schneid. 1913 in Sarg. Pl. Wilson, 1 : 382.

Berberis flavida var. integrifoliola (Hand.-Mazz.) Laferr. comb. nov. — *Mahonia flavida* var. *integrifoliola* Hand.-Mazz. 1931, Symb. Sin. 7 : 332.

Berberis fordii (Schneid.) Laferr. comb. nov. — *Mahonia fordii* Schneid. 1913 in Sarg. Pl. Wilson, 1 : 383.

Berberis fortunei var. szechuanica (Ahrendt) Laferr. comb. nov. — *Mahonia fortunei* var. *szechuanica* Ahrendt, 1961, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 57 : 328.

Berberis gautamai Laferr. nom. nov. — *Mahonia sikkimensis* Takeda, 1917, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 6 : 220, non *Berberis sikkimensis* Ahrendt, 1942.

Berberis griffithii (Takeda) Laferr. comb. nov. — *Mahonia griffithii* Takeda, 1917, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 6 : 217.

Berberis hancockiana (Takeda) Laferr. comb. nov. — *Mahonia hancockiana* Takeda, 1917, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 6 : 231.

Berberis henryi Laferr. nom. nov. — *Mahonia conferta* Takeda, 1917, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 6 : 230, non *Berberis conferta* Kunth, 1821.

Berberis hicksii (Ahrendt) Laferr. comb. nov. — *Mahonia hicksii* Ahrendt, 1961, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 57 : 304.

Berberis huiliensis (Hand.-Mazz.) Laferr. comb. nov. — *Mahonia huiliensis* Hand.-Mazz. 1931, Symb. Sin. 7 : 329.

Berberis intermedia (Dupuis) Laferr. comb. nov. — *Mahonia intermedia* Dupuis, 1865, Rev. Hort. Ser. 4, 9 : 22.

Berberis japonica var. trifurca (Loud.) Laferr. comb. nov. — *Berberis trifurca* Loud. 1842, Encycl. Fl., Suppl. 11 : 1346. — *Mahonia japonica* var. *trifurca* (Loud.) Ahrendt, 1961, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 57 : 321.

Berberis jaunsarensis (Ahrendt) Laferr. comb. nov. — *Mahonia jaunsarensis* Ahrendt, 1961, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 57 : 310.

Berberis klossii (Baker f.) Laferr. comb. nov. — *Mahonia klossii* Baker f. 1921, Journ. Nat. Hist. Soc. Siam, 4 : 127.

Berberis leptodonta (Gagnep.) Laferr. comb. nov. — *Mahonia leptodonta* Gagnep. 1938, Bull. Soc. Bot. Fr. 85 : 166.

Berberis leveilleana (Schneid.) Laferr. comb. nov. — *Mahonia leveilleana* Schneid. 1913 in Sarg. Pl. Wilson, 1 : 385. — *Berberis elegans* Léveillé, 1904, Bull. Soc. Bot. Fr. 51 : 289, non Petzold et Kirchner, 1864. — *Mahonia elegans* (Léveillé) Rehder, 1936, Journ. Arn. Arbor. 17 : 322.

Berberis lomariifolia (Takeda) Laferr. comb. nov. — *Mahonia lomariifolia* Takeda, 1917, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 6 : 231 (Jan 1917). — *M. alexandri* Schneid. 1917, Bot. Gaz. 43 : 519 (Jun 1917).

Berberis lomariifolia var. estylis (C. Y. Wu) Laferr. comb. nov. — *Mahonia lomariifolia* var. *estylis* C. Y. Wu, 1987, Acta Phytotax. Sin. 25 : 154.

Berberis longibracteata (Takeda) Laferr. comb. nov. — *Mahonia longibracteata* Takeda, 1917, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 6 : 236.

Berberis longlinensis (Y. S. Wang et P. G. Xiang) Laferr. comb. nov. — *Mahonia longlinensis* Y. S. Wang et P. G. Xiang, 1985, Acta Phytotax. Sin. 23 : 309.

Berberis manipurensis (Takeda) Laferr. comb. nov. — *Mahonia manipurensis* Takeda, 1917, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 6 : 211.

Berberis magnifica (Ahrendt) Laferr. comb. nov. — *Mahonia magnifica* Ahrendt, 1961, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 57 : 308.

Berberis miethkeana (Melander et Eade) Laferr. comb. nov. — × *Mahoberberis miethkeana* Melander et Eade, 1954, Nat. Hort. Mag. 3 : 257.

Berberis monyulensis (Ahrendt) Laferr. comb. nov. — *Mahonia monyulensis* Ahrendt, 1961, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 57 : 303.

Berberis napaulensis (DC.) Laferr. comb. nov. — *Mahonia napaulensis* DC. 1821, Syst. Nat. 2 : 21. — *Berberis miccia* Ham. ex Don, 1825, Prodr. Fl. Nepal : 205.

Berberis nitens (Schneid.) Laferr. comb. nov. — *Mahonia nitens* Schneid. 1913, in Sarg. Pl. Wilson, 1 : 379.

Berberis nivea (Schneid.) Laferr. comb. nov. — *Mahonia hypoleuca* Takeda, 1917, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 6 : 238 (Jan 1917), non *Berberis hypoleuca* Lindl. 1847. — *M. nivea* Schneid. 1917, Bot. Gaz. 63 : 521 (Jun 1917).

Berberis oiwakensis (Hayata) Laferr. comb. nov. — *Mahonia oiwakensis* Hayata, 1915, Icon. Pl. Form. 6 : 1.

Berberis pachakshirensis (Ahrendt) Laferr. comb. nov. — *Mahonia pachakshirensis* Ahrendt, 1961, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 57 : 317.

Berberis paucijuga (C. Y. Wu) Laferr. comb. nov. — *Mahonia paucijuga* C. Y. Wu, 1987, Acta Phytotax. Sin. 25 : 151.

Berberis philippinensis (Takeda) Laferr. comb. nov. — *Mahonia philippinensis* Takeda, 1917, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 6 : 244.

Berberis polyodonta (Fedde) Laferr. comb. nov. — *Mahonia polyodonta* Fedde, 1901, Bot. Jahrb. 31 : 126.

Berberis pomensis (Ahrendt) Laferr. comb. nov. — *Mahonia pomensis* Ahrendt, 1961, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 57 : 317.

Berberis puca Laferr. nom. nov. — *Mahonia morrisonensis* Takeda, 1917, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 6 : 239, non *Berberis morrisonensis* Hayata, 1924.

Berberis nepalensis var. pycnophylla (Fedde) Laferr. comb. nov. — *Mahonia nepalensis* var. *pycnophylla* Fedde, 1901, Bot. Jahrb. 31 : 124. — *M. pycnophylla* (Fedde) Takeda, 1917, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 6 : 218.

Berberis reticulinerva (C. Y. Wu) Laferr. comb. nov. — *Mahonia reticulinerva* C. Y. Wu, 1987, Acta Phytotax. Sin. 25 : 153.

Berberis retinervis (Y. S. Wang et P. G. Xiang) Laferr. comb. nov. — *Mahonia retinervis* Y. S. Wang et P. G. Xiang, 1985, Acta Phytotax. Sin. 23 : 310.

Berberis roxburghii (DC.) Laferr. comb. nov. — *Mahonia napaulensis* var. *roxburghii* DC. 1824, Prodr. 1 : 109. — *M. roxburghii* (DC.) Takeda, 1917, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 6 : 218. — *Berberis pinnata* Roxburgh, 1832, Fl. Indica, 2 : 184, non Lag. 1803, nec Kunth, 1821.

Berberis salweenensis (Ahrendt) Laferr. comb. nov. — *Mahonia salweenensis* Ahrendt, 1961, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 57 : 314.

Berberis schochii (Hand.-Mazz.) Laferr. comb. nov. — *Mahonia schochii* Schneid. ex Hand.-Mazz. 1931, Symb. Sin. 7 : 329.

Berberis setosa (Gagnep.) Laferr. comb. nov. — *Mahonia setosa* Gagnep. 1908, Bull. Soc. Bot. Fr. Ser. 4, 55(8) : 86.

Berberis shenii (W. Y. Chun) Laferr. comb. nov. — *Mahonia shenii* W. Y. Chun, 1928, Journ. Arn. Arbor. 9 : 127.

Berberis sheridaniana (Schneid.) Laferr. comb. nov. — *Mahonia sheridaniana* Schneid. 1913, in Sarg. Pl. Wilson, 1 : 384.

Berberis subimbricata (W. Y. Chun et F. Chun) Laferr. comb. nov. — *Mahonia subimbricata* W. Y. Chun et F. Chun, 1948, Journ. Arn. Arbor. 29 : 420.

Berberis sumatrensis (Merr.) Laferr. comb. nov. — *Mahonia sumatrensis* Merr. 1934, Contr. Arn. Arbor. 8 : 55.

Berberis tibetensis Laferr. nom. nov. — *Mahonia taronensis* Hand.-Mazz. 1924, Anzeig. Akad. Wiss. (Wien), Math.-Nat. 60 : 181, non *Berberis taronensis* Ahrendt, 1941.

Berberis tikushiensis (Hayata) Laferr. comb. nov. — *Mahonia tikushiensis* Hayata, 1915, Icon. Pl. Form. 5 : 5.

Berberis tsailunii Laferr. nom. nov. — *Mahonia mairei* Takeda, 1917, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 6 : 228, non *Berberis mairei* Ahrendt, 1961. Named for the inventor of paper.

Berberis veitchiorum var. kingdon-wardiana (Ahrendt) Laferr. comb. nov. — *Mahonia veitchiorum* var. *kingdon-wardiana* Ahrendt. 1961, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 57 : 302.

LITERATURE CITED

Ahrendt L. W. A. Berberis and *Mahonia*: a taxonomic revision // J. Linn. Soc. Bot. London. 1961. Vol. 57. P. 1—410.

Laferrière J. E., Weber C. W., Kohlhepp E. A. Use and nutritional composition of some traditional Mountain Pima plant foods // J. Ethnobiol. 1991. Vol. 11. N 1. P. 93—114.

Loconte H., Estes J. R. Phylogenetic systematics of *Berberidaceae* and *Ranunculales (Magnoliidae)* // Syst. Bot. 1989. Vol. 14. P. 565—579.

Marroquín J. S. A monographic study of the genus *Berberis* in Mexico. Boston, 1972a. PhD dissertation, Northeastern University.

Marroquín J. S. Berberidáceas de México I // Cuad. Inst. Invest. Cien. Univ. Nuevo León. 1972b. Vol. 15. P. 1—21.

Marroquín J. S. Berberidaceae // Flora of Veracruz / Ed. by V. Sosa. Xalapa, 1993. Vol. 75. P. 1—16.

Moran R. Berberis claireae, a new species from Baja California; and why not *Mahonia* // Phytologia. 1982. Vol. 52. P. 221—226.

Universidad Autonóma del Estado de Morelos
Cuernavaca, Morelos, México

Received 18 III 1997

РЕЗЮМЕ

73 видовых и внутривидовых таксона формально переведены из рода *Mahonia* в род *Berberis*. Для 6 из них даны новые видовые названия.

УДК 582.998.2 (479) Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 9

© Н. Н. Портениер

ОБЗОР ВИДОВ РОДА *CARDUUS* (*ASTERACEAE*) ФЛОРЫ КАВКАЗА. 1. СЕКЦИИ *CARDUUS* И *CARDUASTRUM*

N. N. PORTENIER. SYNOPSIS OF THE GENUS *CARDUUS* (*ASTERACEAE*) OF THE CAUCASIAN FLORA. 1. SECTIONS *CARDUUS* AND *CARDUASTRUM*

Приведен конспект видов секций *Carduus* и *Carduastrum* рода *Carduus* флоры Кавказа. Описана новая подсекция *Onopordioides*.

Данный обзор является результатом критической ревизии рода *Carduus* флоры Кавказа и выполнен в рамках работ по созданию «Конспекта флоры Кавказа». В списке видов приведены синонимы (если имеются расхождения с «флорами», охватывающими Кавказ и сопредельные территории) и номенклатурные цитаты первоисточников (без цитирования «флор», в которых данное название было принято позже), этикетки типовых образцов, а при необходимости в рубрике «Описан из» процитировано классическое местонахождение из протолога.

Для указания распространения на Кавказе принято районирование, разработанное А. Л. Тахтаджяном и Ю. Л. Меницким для «Конспекта флоры Кавказа» (Меницкий, 1986, 1991). Приводится общее распространение, кроме того, для каждого вида указывается, географическим элементом какого фитохориона (области, провинции, группы провинций) он является в настоящее время. Принципы выделения географических элементов уже излагались ранее (Портениер, 1993а, б); система, разграничение и название фитохорионов даются (с небольшими изменениями) по монографиям А. Л. Тахтаджяна (1970, 1978; Takhtajan, 1986). Надо отметить, что практически все кавказские представители этого, казалось бы, в основном рудерального рода обнаруживают весьма четкую приуроченность к тем или иным фитохорионам, изучение их ареалов и родственных связей дает интересный материал для познания некоторых моментов истории флоры Кавказа.

Числа хромосом приведены по сводке «Числа хромосом цветковых растений флоры СССР...» (1990). Изучению хромосом многих кавказских представителей рода *Carduus* посвящена работа Е. А. Земсковой и М. Т. Циклаури (1987).

В целом этот, весьма сложный в систематическом отношении, род насчитывает около 120 видов (монограф рода S. Kazmi (1964), придерживаясь политипической концепции вида, признает только 70 таксонов видового ранга) и имеет преимущественно палеарктическое распространение с наибольшим видовым разнообразием в зоне контакта древнесредиземноморской и бореальной флор. Кавказ несколько уступает по общему количеству видов чертополоха отдельным, аналогичным регионам, где его видовое разнообразие наиболее хорошо выражено (по данным Kazmi (1964), на Кавказе обитают 12 видов, в Турции — 16, Греции — 14, Италии — 24, Франции — 19, Испании — 16), но уровень видового эндемизма рода на Кавказе относительно высок (Kazmi (1964) признает для Кавказа 4 эндемичных вида, для Турции — 4, Италии — 2, Франции — 2, Испании — 3).

Основными литературными источниками, содержащими информацию о кавказских видах чертополоха, являются работы А. А. Гроссгейма (1934, 1949), С. Г. Тамамшян (1953, 1963), М. В. Клокова (1962), S. Kazmi (1964), P. Davis (1975), J. Franco, M. Afonso (1976), Д. В. Гельтмана (1994), а также обработки в региональных кавказских флорах (Колаковский, 1949, 1982; Капеллер, 1952; Исаев, 1961; Тамамшян, Тахтаджян, 1972; Галушко, 1980; Дмитриева, 1990; Аревшатян, 1995, и др.). Кариосистематике кавказских представителей рода *Carduus* посвящена кандидатская диссертация М. Т. Циклаури (1988).

В основу данного обзора положены материалы обработки кавказского гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE); к большому сожалению, автор не имел возможности ознакомиться с материалами других Гербариев, поэтому распространение многих видов, вероятно, недостаточно полно отражено в конспекте. Использованы также собственные сборы и наблюдения в природе, которые удалось провести в основном только на Центральном и Западном Кавказе, а также в российской части Западного Закавказья.

В результате ревизии установлено, что на Кавказе обитают не менее 17 (24 s. str.) видов, 3 из которых являются его эндемиками (кроме того, вероятно, эндемичны или почти эндемичны еще 3 микровида). Данная обработка ни в коем случае не претендует на исчерпывающую полноту, тем более что гербарные сборы кавказских представителей этого очень полиморфного (и не очень любимого коллекторами) рода весьма скудны и часто не дают достаточно полного представления о характере варьирования тех или иных признаков; к тому же значительная часть образцов находится в таком состоянии, что точное отнесение к тому или иному виду весьма затруднительно. По мере накопления материала и в результате дальнейших исследований на Кавказе несомненно будут выявлены новые виды чертополоха.

Виды в конспекте расположены по системе Kazmi (1964), но с некоторыми изменениями, в которых учитывается ряд идей Тамамшян (1963).

Carduus L.

1753, Sp. Pl.: 820; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5 : 358.
Typus: *C. nutans* L.

Sect. 1. *Carduus.*

Subsect. 1. *Carduus.* — Subsect. *Nutantes* Kazmi, 1964, Mitt. Bot. Staatssamm. München, 5 : 305.

Ser. *Carduus.* — Ser. *Nutantes* Kazmi, 1964, Mitt. Bot. Staatssamm. München, 5 : 305.

1. *C. nutans* L. aggr.

1a. *C. thoermeri* Weinm. 1837, Bull. Soc. Nat. Moscou, 10, 7 : 69. — *C. nutans* var. *armenus* Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 516. — *C. leiophyllus* Petrovic, 1887, Addit. Fl. Agry Nyssani : 105, sec. diagn. et sensu Kazmi, 1964, Mitt. Bot. Staatssamm. München, 5 : 329. — *C. nutans* subsp. *leiophyllus* (Petrovic) Stojan. et Stef. 1948, Фл. Бълг.: 1183. — *C. nutans* auct. non L.: Гроссгейм, 1934, Фл. Кавк. 4 : 174; Тамамшян, 1963, Фл. СССР, 28: 10, p. p.

Описан из Восточной Европы («in regione Tamboviae»).

ЗП; ВП: В. Ставр., Тер.-Сул.; ЗК; ЦК; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак., Ман-Самур.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Абх.; ЦЗ; ВЗ: Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ.

Указан для всех районов Северного Кавказа (Галушко, 1980 : 211); ВЗ: Алаз.-Агрич. (Исаев, 1961 : 380); ЮЗЗ: Месх. (Капеллер, 1952 : 465), Джав.-В. Ах. (Капеллер, 1952 : 465; Аревшатян, 1995 : 281); Т (Гроссгейм, 1949 : 479; Исаев, 1961 : 380).

Европа; Сев., Юго-Зап., Ср. и Центр. Азия.

Евро-сибирский географический элемент (понтическо-южносибирский с широким вторичным распространением).

2n = 16.

Примечание. Вид описан по сборам O. Thoermer; тип, по-видимому, утерян.

Subsect. 2. Onopordioides Portenier subsect. nov. — Ser. *Onopordioides* Tamamsch. 1963, ФЛ. СССР, 28 : 16 sine descr. latin. — Subsect. *Acanthoides* Kazmi, 1964, Mitt. Bot. Staatssamm. München, 5 : 306, p. p., excl. typo.

Plantae annuae (?), biennes vel perennes (?), 30—100 cm altae, subglabrae. Calathidia mediocria vel magna cā. 2.5—4 cm lata et 3—4 cm longa, globosa vel suboblonga, solitaria pedunculata vel pauca (2—3) sessilia, erecta vel vix nutantia. Involucri phylla adpressa vel patentia plus minusve recta vel arcuato-deflexa in parte inferiore cā. 2—4 mm lata.

Typus: *C. onopordioides* Fisch. ex Bieb. Растения однолетние (?), двулетние или многолетние (?), почти голые, 30—100 см выс. Корзинки средней величины или крупные, около 2.5—4 см шир. и 3—4 см дл., шаровидные или слегка продолговатые, одиночные на цветоножках или по нескольку (2—3) сидячие, прямостоящие или слегка поникающие. Листочки обертки прижатые или отстоящие, более или менее прямые или дуговидно отогнутые, около 2—4 мм шир. в нижней части.

Тип: *C. onopordioides* Fisch. ex Bieb.

2. *C. onopordioides* Fisch. ex Bieb. aggr.

2a. *C. onopordioides* Fisch. ex Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 552; Исаев, 1961, Фл. Азерб. 8 : 382, p. p., excl. syn. *C. atropatanicus* Sosn. ex Grossh.; Тамамшян, Тахтаджян, 1972, в Тахтаджян, Федоров, Фл. Еревана: 290, p. p., excl. syn. *C. furiosus* Tamamsch.

Описан из Грузии («in Iberia. D. Wilhelms»). Тип: «Iberia WS [= Wilhelms?]» (LE! iso — G).

ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Севан.; Т.

Указан для ЮЗ: Ерев. (Тамамшян, Тахтаджян, 1972 : 290).

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция, сев.-зап. Иран).

Ирано-туранский географический элемент.

2n = 30.

Примечание. Согласно работе Kazmi (1964 : 359), тип находится в Женеве (G), а по данным Davis (1975 : 427) и K. H. Rechinger (1979 : 221) — в Санкт-Петербурге (LE) и Женеве (G). Ранее отечественными ботаниками в качестве типа рассматривался гербарный лист с 2 этикетками: «Tiflis rupester» и «Carduus onopordioides Fisch. Ex Iberia. Com. Fischer, 1817 [написано рукой Ф. К. Биберштейна]» (LE!).

Типичные формы этого вида приурочены к ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. и ВЗ: Мург.-Муровд., тогда как для остальных районов характерны формы в той или иной степени переходные либо к *C. furiosus*, либо к *C. hajastanicus*.

Указание для ЦК: В. Тер. (Сахокиа, Хуцишвили, 1975 : 47), вероятно, ошибочно.

2b.*C. furiosus* Tamamsch. 1963, Фл. СССР, 28 : 599, 17.

Описан из северо-западного Ирана. Тип: «In glareosis ad rivulum prope Badalan. Distr. Khoi, prov. Azerbeidschan. N 393. 8 VI 1828. Szovits» (LE!).

ЦЗ: Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Караб.; ЮЗ: Севан., Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Юго-Зап. Азия (сев.-зап. Иран).

Ирано-туранский географический элемент

Примечание. Типичные формы этого вида характерны для ЮЗ: Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб., а в остальных районах преобладают, видимо, переходные формы. В Гербарии БИН (LE) нет материалов этого вида из ЮЗ: Ерев., но во «Флоре Еревана» (Тамамшян, Тахтаджян, 1972 : 290) он фигурирует в качестве синонима *C. onopordioides* Fisch. ex Bieb.

2c. *C. atropatanicus* Sosn. ex Grossh. 1934, Фл. Кавк. 4 : 175. — *C. onopordioides* auct. non Fisch. ex Bieb.: Исаев, 1961, Фл. Азерб. 8 : 382, p. p. quoad pl. e Nachiczevan.

Описан из Нахичевани («Нах.»). Тип: (TBI). ЮЗ: Нах.

Эндемик (?).

Атропатенский географический элемент.

Примечание. Близкие и переходные формы встречаются в Талыше и районах, прилегающих к Нахичевани.

2d. *C. hajastanicus* Tamamsch. 1963, Фл. СССР, 28 : 599, 16.

Описан из Армении. Тип: «Армянская ССР, Севанский р-н, с. Цамакаберт. 19 VIII 1953. С. Г. Тамамшян» (LE!).

ЦЗ: Триал.-Н. Карт., Лори; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ; Т.

Эндемик (?).

Армянский географический элемент.

2n = 30.

Примечание. Типичные формы этого вида характерны для ЮЗ: Ерев., Севан.; в остальных районах, видимо, преобладают всевозможные переходные формы между видами данного агрегата.

Sect. 2. *Carduastrum* Tamamsch. 1963, Фл. СССР, 28 : 600, 20, p. p.
Typus: *C. crispus* L.

Subsect. 1. *Deflorati* Kazmi, 1964, Mitt. Bot. Staatssamm. München, 5 : 307, p. p.
Typus: *C. defloratus* L.

Ser. 1. *Nigrescentes* Kazmi, 1964, Mitt. Bot. Staatssamm. München, 5 : 308, p. p.
Typus: *C. nigrescens* Vill.

3. *C. acanthocephalus* C. A. Mey. 1831, Verzeichn. Pfl. Casp. Meer.: 71.

Описан с Кавказа («In regione alpina Caucasi occidentalis et orientalis (alt. 1350—1400 hexap.)»). Лектотип (Тамамшян, 1963 : 14): «In pratis versus Tufan-dagh. 31 VII 1830» (LE!).

ЦК: Малк.?; ВК: Ман.-Самур., Кубин.; ВЗ: Ширв.

Указан для ЦК: В. Тер. (Сахокиа, Хуцишвили, 1975 : 47; Галушко, 1980 : 211); ВК: Ассо-Арг., В. Сулак. (Галушко, 1980 : 211).

Эндемик.

Кавказский (?) географический элемент.

Примечание. С Центрального Кавказа в Гербарии БИН (LE) имеется лишь сбор C. A. Meyer: «In ripis rivuli Malka (8000'). N 38, 11 VII [1829]» (этот образец рассматривался Kazmi (1964; in herb. 1962) в качестве типа). В Манас-Самурском районе, вероятно, преобладают формы переходные к *C. poliochrus*.

4. *C. poliochrus* Trautv. 1875, Тр. Петерб. бот. сада, 3, 2 : 272.

Описан из Дагестана. Лектотип (Тамамшян, 1963 : 16; in herb. LE 1950): «Daghestan Muruch. N 230, 1873. Leg. A. Becker.» (LE!). Синтип: «Achty, Daghestan. N 257, 1874. A. Becker.» (LE!).

ВК: В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин.

Указан для Ассо-Арг. (Очиаури, 1981 : 38).

Эндемик Восточного Кавказа.

Кавказский географический элемент.

Примечание. Гербарный лист: «Daghestan. Achty. N 36, 1880. A. Becker» (LE!), отмеченный Kazmi (in herb. 1962) как «Isotypus» не может считаться таковым, так как собран уже после опубликования вида.

Несмотря на сравнительно небольшой ареал, данный вид весьма полиморфен и пределы его варьирования еще не вполне ясны. В Кубинском районе преобладают формы, переходные к *C. acanthocephalus*, а в Манас-Самурском районе встречаются формы, близкие к *C. stenocephalus* и *C. uncinatus*. Весьма специфичен образец «Дагестанская АССР, Левашинский район, окр. сел. Цудакхар (h = 1200 м). Каменисто-известняковый склон. № 3141a. 10 VII 1961. Собр. Н. Н. Цвелев и др.» (LE).

5. *C. uncinatus* Bieb. aggr.

5a. *C. uncinatus* Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 553.

Описан по гербарным материалам из Юго-Восточной Европы и Восточного Предкавказья («in Tauria meridionali, in ruderatis circa Kisljar, prope Astrachan, ad Hypanin circa Nikolaew»). Лектотип (Тамамшян, 1963 : 27): «Крым» (?). Синтип: «Ex vicinii oppidi Nicolaef. 1810» (Herb. Bieb., LE!).

ЗП: Аз.-Куб.; ВП: Тер.-Кум., Тер.-Сул.; ВК: Ман.-Самур. (окр. Махачкалы); ЗЗ: Абх.

Указан для всего Предкавказья (Галушко, 1980 : 211); ЗП: З. Ставр.; ВП: В. Ставр. (Танфильев, Кононов, 1987 : 107); ЗК (Гроссгейм, 1949 : 480).

Сев. (Хибины, заносн.), Вост. (Москва, заносн.) и Юго-Вост. (Европейская Турция?, Болгария?, юго-вост. Румыния, Украина, Дон, Поволжье) Европа; Сев. (юго-запад Зап. Сибири), Юго-Зап. (Турция?) и Ср. Азия.

Понтическо-южносибирский географический элемент.

Примечание. Вероятно, типичные формы этого вида на Кавказе достаточно редки, здесь преобладают формы, близкие к *C. stenocephalus* и *C. hamulosus*. Особенно своеобразен сбор из Абхазии: «Новый Афон. На щебенке у тропки, ведущей к водопаду. № 101. 28 V 1959. Собр. S. Lipschitz» (LE), отличающийся белыми цветками, не очень крупными корзинками, узкими, слабо вооруженными листочками обертки, формой листьев.

5b. *C. stenocephalus* Tamamsch. 1954, Бот. мат. (Ленинград), 16 : 468. — *C. hamulosus* subsp. *hystrix* Kazmi, 1964, Mitt. Bot. Staatssamm. München, 5 : 402, p. p., non *C. hystrix* C. A. Mey.

Описан из дельты Волги. Тип: «Астраханская губ., дельта Волги, близ Тумакского промысла. У основания бэровского бугра, на затопл[яемых] мест[ах]. № 125. 14 VI 1915. К. Косинскій» (LE!).

ЗП: Аз.-Куб.; ВП; ВК: Ман.-Самур.; ЗЗ: Абх.?.

Юго-Вост. (юг Украины, Ниж. Поволжье) Европа; Сев. (юго-запад Зап. Сибири), Ср. (Эмбинское плато) Азия.

Понтическо-южносибирский географический элемент.

Примечание. Данный вид для Кавказа ранее не приводился.

В Манас-Самурском районе преобладают формы, переходные к *C. poliochrus*, и граница между этими видами здесь весьма условна. Для Абхазии этот вид приводится на основе одного гербарного образца: «Абхазская АССР; западный склон ущелья р. Бзыбь, близ шоссе у моста, каменистые осыпи. 15 VI 1954. С. Г. Тамамшян, Денисова» (LE). К сожалению, у него утеряны наиболее развитые корзинки, тем не менее его сходство с типовыми образцами *C. stenocephalus* весьма велико, хотя он также весьма близок и к формам из Манас-Самурского района, переходным к *C. poliochrus*. Мнение С. Г. Тамамшян (herb. LE 1954) о том, что это растение является гибридом *C. crispus* × *C. acanthoides* представляется менее вероятным.

Не исключено, что *C. stenocephalus* представляет собой лишь экологическую форму *C. uncinatus*.

6. *C. hystrix* C. A. Mey. 1831, Verzeichn. Pfl. Casp. Meer.: 71. — *C. hamulosus* subsp. *hystrix* (C. A. Mey.) Kazmi, 1964, Mitt. Bot. Staatssamm. München, 5 : 402, p. p., excl. syn. *C. stenocephalus* Tamamsch.

Описан из Талыша («In pratis sicciis montium Talusch (alt. 350—500 hexap.)»). Лектотип (Тамамшян, 1963 : 14): «In locis sicciis montosis provinciale Taluschensis. N 190. 3 VI 1830» (LE!).

Т.

Указан для ВК (Гроссгейм, 1949 : 480) и ВЗ (Тамамшян, 1963 : 14; Kazmi, 1964 : 528).

Юго-Зап. Азия (вост. Турция, Иран).

Ирано-туранский географический элемент.

Примечание. Rechinger (1979 : 222) указывает, что тип в Женеве (G).

В Восточном Закавказье, судя по имеющимся в LE материалам, преобладают переходные формы, которые несколько ближе к *C. hamulosus*, но и произрастание здесь *C. hystrix* также вероятно.

7. *C. hamulosus* Ehrh. aggr.

7a. *C. hamulosus* Ehrh. 1792, Beitr. Naturk. 7 : 166.

Описан, вероятно, из Венгрии («Hungaria?»).

ЗП; ВП; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК: В. Кум.; ВК; СЗЗ; ЦЗ; ВЗ: Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ.

Указан для ЦК: В. Тер. (Сахокиа, Хуцишвили, 1975 : 47); для всех районов Северного Кавказа (Галушко, 1980 : 211); ЗЗ: Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ВЗ: Алаз.-Агрич. (Капеллер, 1952 : 466); ЗЗ: Адж. (Дмитриева, 1990 : 48).

Центр. (Австрия?, Чехословакия?), Юго-Вост. и Вост. Европа; Юго-Зап. Азия (вост. Турция).

Понтическо-южносибирский географический элемент.

2n = 22.

Примечание. Указания для Тебердинского заповедника (Воробьева, Кононов, 1991 : 120) относится к *C. laciniatus*, но и нахождение *C. hamulosus* в нижней части заповедника не исключено.

7b. *C. pseudocollinus* (Schmalh.) Klok. 1950, Визн. росл. УРСР:566. — *C. hamulosus* var. *pseudocollinus* Schmalh. 1886, Фл. юго-зап. Росс.: 317.

Описан по материалам из Украины и Молдавии. Тип: (KW). ЗП; ВП; ЦК; В. Кум.; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Адж.? ЦЗ; ВЗ: Мург.-Муровд.

Указан для ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг. (Галушко, 1980 : 212); Т (Шмальгаузен, 1897 : 98).

Юго-Вост. Европа; Юго-Зап. Азия (Турция?).

Понтическо-южносибирский географический элемент.

Примечание. Вероятно, *C. hamulosus* представляет собой комплекс нескольких близких видов, о чем свидетельствует большая неоднородность кавказского материала, но для выделения этих видов необходимы дальнейшие исследования.

8. *C. nawaschinii* Bordz. 1931, Изв. Киев. бот. сада, 12—13 : 141.

Описан из Армении. Тип.: «In Armenia in decliviis montis Alagez supra pagum Kipczakh in alt. c. 7000 pedes supra mare. 31 VIII 1928. fl., fr. submat.!!» (KW).

ЮЗЗ: Араг.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

Армянский (?) географический элемент.

Примечание. *C. nawaschinii* очень близок к видам подсекции *Acanthoides* и занимает промежуточное положение между подсекциями *Deflorati* и *Acanthoides*.

Ser. 2. *Candicantes* Kazmi, 1964, Mitt. Bot. Staatssamm. München, 5 : 309, p. p. Typus: *C. candicans* Waldst. et Kit.

9. *C. adpressus* C. A Mey. aggr.

9a. *C. adpressus* C. A. Mey. 1831, Verzeichn. Pfl. Casp. Meer.: 71. — ? *C. multijugus* C. Koch, 1851, Linnaea, 24 : 392. —? *C. kozlovskii* Sosn. 1920, Вестн. Тифл. бот. сада, 49 : 37.

Описан с Центрального Кавказа («Versus torrentem Terek in ruderatis, ad vias et ad agrorum margines, nec non in monte Gutgora (Kaischaur) (alt. 600—1100 hexap.)»). Лектотип (Тамамшян, 1963 : 29): «In locis fertilibus subalpinis inter Darial et Kaischaur. (alt.: 3800—7200 ped.). N 190. 13—16 IX 1829. [C. A. Meyer]» (LE!).

ЦК: В. Тер. (юг); ВК: Ман.-Самур.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх.; ЦЗ: Карт.-Ю.Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев.

Указан для ВК: Ассо-Арг., В. Сулак., (Галушко, 1980 : 213); ЗЗ: Инг.-Рион. (Гагнидзе, Кемулариа-Натадзе, 1985 : 63), Адж. (Дмитриева, 1990 : 48); ЦЗ: Триал.-Н. Карт.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ах. (Капеллер, 1952 : 467); ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗ: Нах., Ю. Караб. (Исаев, 1961 : 385).

Юго-Вост. Европа (Болгария?); Юго-Зап. Азия (сев. Турция).

Кавказско-эвксинский географический элемент.

2n = 18.

Примечание. По данным Kazmi (1964 : 423), тип находится в Париже (P). Указание для Ставропольского края (Танфильев, Кононов, 1987 : 107), вероятно, ошибочно, там встречается, скорее всего, только *C. laciniatus*.

9b. *C. laciniatus* Ledeb. 1845—1846, Fl. Ross. 2, 2 : 722. — ? *C. multijugus* C. Koch, 1851, Linnaea, 24 : 392. — ? *C. colchicus* Albov, 1895, Prodromus Florae Colchice: 142. — ? *C. kozlovskii* Sosn. 1920, Вестн. Тифл. бот. сада, 49 : 37, sec. diagn. et sensu Тамамшян, 1963, Фл. СССР, 28 : 30.

Описан из Западной Грузии (окр. г. Махарадзе). Тип: «Ad pagum Osurgeti. Nordmann» (LE!).

ЗК; ЦК; ВК: Ман.-Самур.?; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах.

Указан для ВК: Ассо-Арг. (Капеллер, 1952 : 468); для всех лесных районов Северного Кавказа (Галушко, 1980 : 213).

Юго-Зап. Азия (сев. Турция).

Кавказско-эвксинский географический элемент.

2n = 18.

Примечание. Граница между этими двумя видами весьма субъективна, существует множество переходных форм, отнесение которых к одному из них часто встречает большие затруднения; вероятно, *C. adpressus* s. str. принимается в данной обработке более узко, а *C. laciniatus* — более широко, чем у некоторых других исследователей. Для уточнения синонимики необходимо знакомство с типовыми гербарными материалами.

10. *C. novorossicus* Portenier, 1997, Бот. журн. 82, 1 : 102.

Описан из Северо-Западного Закавказья. Тип: «Краснодарский край, Геленджикский р-н, верховья р. Папай (приток р. Пшады), в 18—20 км к северу от пос. Пшада; южн. склон горы Папай; можжевеловые редколесья с нагорной степью. № 2199. 12 VI 1989. Собр. А. П. Долматова, В. И. Дорофеев, Д. И. Гельтман и др.» (LE).

СЗЗ.; ЗЗ: Туап.-Адл. (окр. Туапсе).

Эндемик.

Крымско-новороссийский географический элемент.

11. *C. seminudus* Bieb. ex Willd. 1803 (1801), Sp. Pl. 3, 3 : 1657; Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 271.

Описан, по-видимому, из Восточного Предкавказья (в протологе вероятно ошибочно: «in Persia boreali. (v. s.) M. Bieberstein»).

ВП: Тер.-Сул.; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Иорск.-Шек., Н. Кур., Караб.; ЮЗ: Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Указан для всех степных районов Северного Кавказа (Галушко, 1980 : 213); для всех районов Азербайджана (Исаев, 1961 : 385); ВЗ: Мург.-Муровд. (Аревшатян, 1995 : 285); ЮЗЗ (Гроссгейм, 1949 : 480).

Вост. Европа?; Юго-Зап. (Турция?, сев. Иран) и Ср. (Каракумы) Азия.

Ирано-туранский географический элемент.

2n = 28.

Примечание. Место хранения типа мне не известно. Kazmi (1964) считал протологом описание во «Flora Taurico-Caucasica» (Bieberstein, 1808 : 271), а в качестве типа систематики принимали соответственно гербарный лист с этикеткой: «Ex vicin. fl. Terek; circa pagum Starogladka lectus. 1978 [M. Bieberstein]» (LE!).

Subsect. 2. *Acanthoides* Kazmi, 1964, Mitt. Bot. Staatssamm. München, 5 : 306, p. p.
Typus: *C. acanthoides* L.

Ser. 1. *Acanthoides* Kazmi, 1964, Mitt. Bot. Staatssamm. München, 5 : 306, p. p.
Typus: *C. acanthoides* L.

12. *C. acanthoides* L. 1753, Sp. Pl.: 821. — *C. thessalus* auct. non Boiss. et Helder: Гроссгейм, 1934, Фл. Кавк. 4 : 175; Гроссгейм, 1949, Опр. раст. Кавк.: 480.

Описан из Европы («in Europae ruderatis»).

ЗП; ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК: Малк.; ВЗ: Караб.

Указан для ЦК: В. Тер. (Сахокиа, Хуцишвили, 1975 : 47); для всех районов Северного Кавказа (Галушко, 1980 : 211); для всех районов Ставропольского края (Танфильев, Кононов, 1987 : 107); ЗЗ: Адж. (Дмитриева, 1990 : 48); ЦЗ (Картли) (Капеллер, 1952 : 467); ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗ: Ю. Караб. (Исаев, 1961 : 384); ЮЗЗ (Гроссгейм, 1949 : 480).

Европа (в Сев. Европе только на крайнем юго-западе); Сев. (крайний юго-зап. Зап. Сибири?), Юго-Зап. (Турция) Азия.

Понтическо-южносибирский географический элемент (с широким вторичным распространением).

2n = 22.

Примечание. Несомненно, данный вид распространен на Кавказе гораздо шире, чем указывается здесь по имеющимся в БИН (LE) гербарным материалам. Обращает на себя внимание отсутствие *C. acanthoides* в Армении (Аревшатян, 1995).

Из Закавказья («Russland (Kaukasus)») описан *C. hohenackeri* Kazmi (1964 : 366) (тип в Брюсселе (BR); 2n = 16) — вид, по мнению Kazmi, очень близкий к *C. acanthoides*, от которого, судя по протологу, отличается черепитчатым расположением листочков обертки (наружные немного короче средних, но средние равны или короче самых внутренних), и тем, что средние листочки обертки длинно заостренные, шиловидные, более или менее постепенно оттянуты в короткий шип (т. е. как у *C. crispus*), тогда как у *C. acanthoides* средние листочки обертки на верхушке более или менее закругленные, остроконечные или резко оттянуты в короткую тонкую колючку. Надо отметить, что данные признаки значительно варьируют и не всегда хорошо выражены. Кроме того, Kazmi (1964 : 460, 469) указывает на наличие гибридов *C. acanthoides* × *C. crispus*, *C. crispus* × *C. hohenackeri*. Без знакомства с типовыми материалами *C. hohenackeri* не представляется возможным достоверно выделить гербарные образцы данного вида, самостоятельность которого весьма сомнительна.

Ser. 2. *Crispi* Kazmi, 1964, Mitt. Bot. Staatssamm. München, 5 : 307.
Typus: *C. crispus* L.

13. *C. crispus* L. 1753, Sp. Pl.: 821.

Описан из Северной Европы («in Europae septentrionalioris agris, cultis»).

ЗП: З. Ставр.; ВП: В. Ставр.; ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В.-Куб.; ЦК: В. Кум., Малк.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак., Ман.-Самур.; ЗЗ: Рион.-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев.

Указан для ЦК: В. Тер. (Сахокиа, Хуцишвили, 1975 : 47); для всех районов Северного Кавказа (Галушко, 1980 : 212); СЗЗ (Гроссгейм, 1949 : 480); ЗЗ: Инг.-

Рион. (Капеллер, 1952 : 471); ЦЗ: Лори (Аревшатян, 1995 : 281); ВЗ: Алаз.-Агрич. (Исаев, 1961 : 386); ЮЗЗ: Джав.-В. Ах. (Аревшатян, 1995 : 281); ЮЗ: Севан., Дар., Занг. (Аревшатян, 1995 : 281).

Европа; Сев., Ср., Центр. и Вост. Азия.

Евро-сибирский географический элемент.

2n = 16.

Примечание. Данный вид на Кавказе демонстрирует значительный полиморфизм. В субальпийском поясе часто образует формы, весьма напоминающие *C. laciniatus*. Особенно обращают на себя внимание растения с очень крупными для *C. crispus* корзинками (для примера процитирую несколько сборов из Южной Осетии: «Верхне-Кабустинское ущелье. 2400 м [над ур. м.]. 3 IX 1933. Е. Буш, Н. Буш.» (LE); «Эрмани. 5 VIII 1976. Т. И. Заиконникова» (LE); и др.); подобные формы встречаются и в других районах Кавказа. Возможно, дальнейшие исследования приведут к необходимости подразделения *C. crispus* на более мелкие расы, но в данной обработке нами принято широкое понимание данного вида.

Остается открытым вопрос о видовой принадлежности некоторых материалов из Западного Закавказья. В LE есть несколько листов гербарных сборов из бассейнов рек Мзымта и Бзыбь, которые трудно отнести к тому или иному из известных видов. Так, например, сборы П. С. Панютина из Абхазии (№ 2105а, 22 VI 1930 и № 2105в), определенные им как *C. innocuus* C. A. Mey. (этот вид так и не был обнародован К. Мейером) и послужившие основой для включения данного вида во «Флору Абхазии» (Колаковский, 1949 : 267, без диагноза на латинском языке),[1] А. А. Гроссгеймом (in herb. 1946) переопределены как *C. adpressus*, С. Г. Тамамшян (in herb. 1961) первоначально отнесены к *C. ledebourianus* Tamamsch. (этот вид так и не был ею описан), а позже включены все же в *C. multijugus* (Тамамшян, 1963 : 30). Действительно, эти и некоторые другие материалы свидетельствуют о наличии в Западном Закавказье довольно своеобразных форм, которые имеют ряд отличий и от *C. laciniatus*, и от *C. novorossicus*, и от *C. adpressus* s. str. Можно предположить, что либо здесь имеют место гибридогенные влияния, либо мы имеем дело с самостоятельным видом, либо вообще это теневые, мезофитные, уклонившиеся формы *C. novorossicus* или *C. adpressus*. Для решения этого вопроса необходимы полевые исследования или хотя бы качественные гербарные сборы.

Отсутствие гербарных материалов не позволяет также с уверенностью сказать, к каким видам следует относить описанные C. Koch (1851 : 393, 394) с Кавказа *C. candicans* var. *trichocephalus* C. Koch («In Karthli auf Molasse und Kalk, c. 1500 bis 2000′ hoch.») и *C. collinus* var. *caucasicus* C. Koch («Von Wilhelms aus Grusien erhalten»), так как диагнозы их не содержат достаточной информации для надежной идентификации. Ни *C. candicans*, ни *C. collinus* Waldst. et Kit. более никем для Кавказа не приводились.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аревшатян И. Г. Род *Cardvus* L. // Флора Армении. Czech Republic, 1995. Т. 9. С. 277—286.

Воробьева Ф. М., Кононов В. Н. Флора Тебердинского заповедника // Тр. Тебердинского заповедника. Ставрополь, 1991. Вып. 13. С. 137.

Гагнидзе Р. И., Кемулария-Натадзе Л. М. Ботаническая география и флора Рача-Лечхуми (Западная Грузия). Тбилиси, 1985. 149 с.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов-на-Дону, 1980. Т. 3. 328 с.

Гельтман Д. В. Род Чертополох — *Carduus* L. Флора европейской части СССР. СПб., 1994. Т. 7. С. 229—234.

---

[1] Во 2-м издании (Колаковский, 1982 : 29) название *C. innocuus* Kolak. non C. A. Mey. поставлено синонимом к *C. adpressus*.

Гроссгейм А. А. Род *Carduus* L. // А. А. Гроссгейм. Флора Кавказа. Баку, 1934. Т. 4. С. 173—177.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 748 с.

Дмитриева А. А. Определитель растений Аджарии. 2-е изд., перераб. и доп. Тбилиси, 1990. Т. 2. 280 с.

Земскова Е. А., Циклаури М. Т. Числа хромосом некоторых видов рода *Carduus* (*Asteraceae*) флоры Кавказа // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 4. С. 542.

Исаев Я. М. Carduus L. // Флора Азербайджана. Баку, 1961. Т. 8. С. 379—389.

Капеллер О. Carduus L. // Флора Грузии. Тбилиси, 1952. Т. 8. С. 460—473.

Клоков М. В. Рід Будяк — *Carduus* L. // Флора УРСР. Киев, 1962. Т. 11. С. 494—520.

Колаковский А. А. Флора Абхазии. Сухуми, 1949. Т. 4. 354 с.

Колаковский А. А. Флора Абхазии. 2-е изд., перераб. и доп. Тбилиси, 1982. Т. 2. 282 + 46 с.

Меницкий Ю. Л. Обзор видов рода *Thymus* L. (*Lamiaceae*) флоры Кавказа // Нов. сист. высш. раст. 1986. Т. 23. С. 117—142.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Очиаури Д. А. Конспект флоры Пирикити Хевсурети (верховья рек Аргуни и Асса). Тбилиси, 1981. 120 с.

Портениер Н. Н. Географический анализ флоры бассейна реки Черек Безенгийский (Центральный Кавказ). I. Природные условия района и общая характеристика его флоры и растительности // Бот. журн. 1993а. Т. 78. № 10. С. 16—22.

Портениер Н. Н. Географический анализ флоры бассейна реки Черек Безенгийский (Центральный Кавказ). II. Географические элементы // Бот. журн. 1993б. Т. 78. № 11. С. 1—17.

Сахокиа М. Ф., Хуцишвили Е. И. Конспект флоры высших растений Хеви (Казбегского р-на Грузинской ССР). Тбилиси, 1975. 206 с.

Тамамшян С. Г. Новые и малоизвестные виды Чертополоха // Бот. мат. Гербария Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1953. Т. 15. С. 383—394.

Тамамшян С. Г. Род Чертополох — *Carduus* L. emend. Gaertn. // Флора СССР. М.; Л., 1963. Т. 28. С. 4—39.

Тамамшян С. Г., Тахтаджян А. Л. Carduus L. // А. Л. Тахтаджян, Ан. А. Федоров. Флора Еревана. Определитель дикорастущих растений Араратской котловины. 2-е изд., перераб. и доп. Л., 1972. С. 290.

Танфильев В. Г., Кононов В. Н. Каталог дикорастущих растений Ставропольского края. Ставрополь, 1987. 115 с.

Тахтаджян А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л., 1970. 148 с.

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 248 с.

Циклаури М. Т. Кариосистематика кавказских представителей рода *Carduus* L. (*Compositae*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тбилиси, 1988. 22 с.

Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: Семейства *Aceraceae* — *Menyanthaceae* / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., 1990. 590 с.

Шмальгаузен И. Ф. Флора средней и южной России, Крыма и Северного Кавказа. Руководство для определения семенных и высших споровых растений. Киев, 1897. Т. 2. XXX + 752 с.

Bieberstein M. Flora Taurico-Caucasia. Charkoviae, 1808. T. 2. 478 p.

Davis P. H. Carduus L. // Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh, 1975. Vol. 5. P. 420—438.

Franco J. do A., Afonso M. L. R. Carduus L. // Flora Europaea. London; New York; Melbourne, 1976. Vol. 4. P. 220—232.

Kazmi S. M. A. Revision der Gattung *Carduus* (*Compositae*). Teil 2 // Mitt. Bot. Staatssamm. München. 1964. Bd 5. S. 279—550.

Koch C. Beiträge zu einer Flora des Orientes // Linnaea, 1851. Bd 24. S. 305—480.

Rechinger K. H. Carduus L. // Flora Iranica. Graz, 1979. Lfg. 139a. S. 218—230.

Takhtajan A. L. Floristic regions of the world. Berkeley; London, 1986. 522 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 6 XII 1996

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (470.45) : 582.575.2

© **Г. А. Фирсов, М. В. Баранова**

НОВЫЕ НАХОДКИ *ALLIUM REGELIANUM* (*ALLIACEAE*) В ВОЛГОГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

G. A. FIRSOV, M. V. BARANOVA. NEW RECORDS OF *ALLIUM REGELIANUM* (*ALLIACEAE*) IN VOLGOGRAD DISTRICT

В низовьях р. Хопёр (Волгоградская обл.) обнаружены 2 ранее неизвестных местонахождения лука регелевского, включенного в Красные книги. Приведена историческая справка о прежних находках вида, подробно описаны условия его произрастания. Впервые дано описание строения луковицы и отмечена высокая способность к образованию пазушных почек.

В Ботанический сад Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН поступил на интродукционные испытания лук регелевский *Allium regelianum* A. Beck., названный именем директора Императорского Санкт-Петербургского сада Э. Л. Регеля. Это многолетнее луковичное растение, 30—60 см выс., с 3—4 узкими полуцилиндрическими листьями с высокими влагалищами, охватывающими стебель на 1/3. Розовато-пурпурные цветки собраны в довольно плотные яйцевидные соцветия.[1] Листочки околоцветника подняты вверх, тычинки и столбик едва выдаются из околоцветника. Нити тычинок внутреннего круга плоские, широкие с двумя нитевидными выростами, превосходящими по длине пыльник (рис. 1). Луковица одиночная, 2.5—3.5 см выс. и 1—1.2 (1.9) см в диам., покрыта сухими пленчатыми светло-коричневыми чешуями. Под чешуями на столонах на разных уровнях расположены луковицы-детки.

До своего описания (1929 г.) этот вид был собран только 1 раз известным ботаником Александром Беккером (1818—1901) в Сарепте (окрестностях бывшего Красноармейска, в настоящее время вошедшего в черту г. Волгограда). Лук регелевский описан в известной монографии «Флора Юго-Востока европейской части СССР» (Ильин, 1929), где впервые приводится латинский диагноз неопубликованного нового вида А. Беккера.

В некоторых работах (Введенский, 1935, и др.) лук регелевский рассматривается как имеющий широкий ареал — от низовьев Волги до Днепра и Северного Кавказа. Однако в результате более поздних флористических исследований сведения о широком ареале не подтвердились. Как один из редчайших узколокальных эндемиков, лук регелевский включен в «Красную книгу СССР» (1984) и «Красную книгу РСФСР» (1988). При этом в «Красной книге СССР» он относится к видам, «по-видимому, исчезнувшим»; на приведенной карте ареала обозначена только одна точка в южных окр. Волгограда (Сарепта), где он был собран Беккером. До последнего времени находки вида не отмечались. Считалось, что он бесследно исчез из флоры России (и соответственно с лица Земли), поскольку классическое его местонахождение было уничтожено при застройке территории. Однако в 1984 г. *A. regelianum* был обнаружен сразу в нескольких довольно отдаленных друг от друга местах, но все же на территории Волгоградской обл. На карте, приведенной в «Красной книге РСФСР»

---

[1] Форму соцветия определяет разная длина цветоножек: у нижних цветков они равны или короче околоцветника (4—5 мм), а у верхних — в 3 и более раз длиннее.

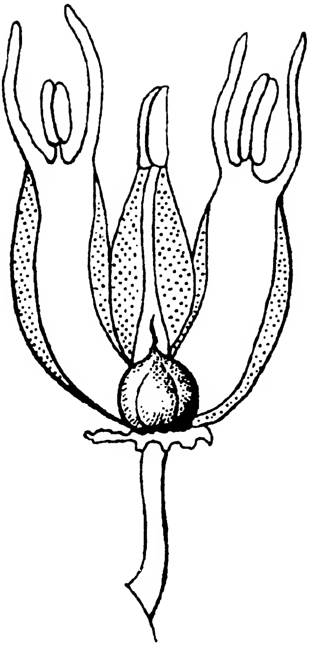


Рис. 1. Строение цветка *Allium regelianum* (схема).

(1988 : 34), отмечены 2 точки в районе Волго-Донского канала (из них одно местонахождение считается уничтоженным) и 1 — на правом берегу р. Медведицы при впадении ее в р. Дон. Кроме того, в Красной книге Волгоградской обл. (Брылев и др., 1992) приведены еще 2 местонахождения: возле станицы Глазуновской (Подтелковский р-н) и станицы Распопинской (Клетский р-н); все популяции малочисленны. Все эти точки отмечены на приводимой карте (рис. 2).

В июле 1996 г. нами было обнаружено 2 новых местонахождения *A. regelianum* на северо-западе Волгоградской обл. в низовьях р. Хопёр, на территории Подтелковского (Кумылженского) р-на. Найденные популяции, находящиеся в 250 км к северо-западу от классического местонахождения, расположены в северной подзоне разнотравно-типчаково-ковыльных степей. Первое местонахождение было обнаружено 9 июля 1996 г. на правом берегу р. Хопёр, в 45 км от устья возле впадения р. Кумылга. Правый берег р. Хопёр представляет собой меловые горы с обнажениями чистого мела (около 200 м над ур. м.). Достаточно крутые склоны южной экспозиции в верхней части становятся пологими и заросшими. Там и был найден *A. regelianum* в сообществе других степных растений (*Stipa capillata* L., *Goniolimon tataricum* (L.) Boiss., *Origanum vulgare* L., *Hypericum perforatum* L., *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Phlomis pungens* Willd., *Eryngium campestre* L., *Crinitaria villosa* (L.) Grossh., *Consolida regalis* S. F. Gray, *Salvia nemorosa* L.). Вместе с ним рос другой вид лука — *A. sphaerocephalon* L., являющийся здесь широко распространенным и доминирующим растением, придающим особый колорит степи в середине лета, так же как весной ей придают неповторимость цветущие тюльпаны, фритиллярии и ирисы. Участок не подвергается сенокошению и находится достаточно далеко от населенных пунктов, расположенных за р. Хопёр.

Вторая популяция была найдена 19 июля 1996 г. в 30 км ниже по течению р. Хопёр, на левобережье, на территории Шемякинского заказника, расположенного при слиянии рек Хопёр и Медведица с р. Дон. Пойменный луг между озерами Громок и Подпешное, где был

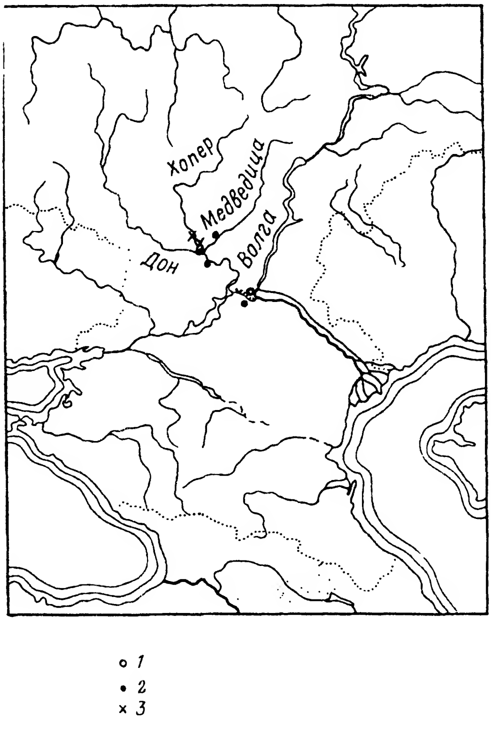


Рис. 2. Карта распространения *Allium regelianum*.

1 — классическое место, Сарепта; *2* — местонахождения по литературным данным; *3* — находки авторов в июле 1996 г.

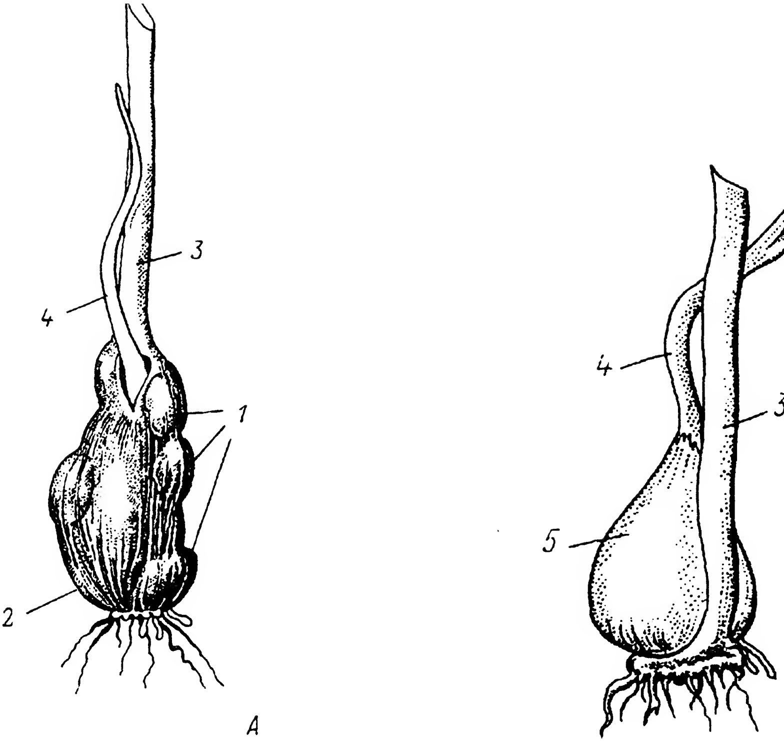


Рис. 3. Луковица *Allium regelianum* (начало осенней вегетации).

Общий вид (*А*) и луковица после удаления наружных сухих чешуй и луковиц-деток. *1* — луковицы-детки; *2* — влагалища отмерших листьев; *3* — сухой цветонос текущего года; *4* — листья новой вегетации; *5* — запасающая низовая чешуя. Масштабная линейка — 1 см.

найден *A. regelianum*, по-видимому, редко заливается весенними паводками, так как это место находится на удалении от реки, близко к границе с балками (песчаными массивами). Участок также не подвергается сенокошению, находится в 7 км от станицы Букановская и отделен от нее рекой (рис. 2).

В Красной книге Волгоградской обл. (Брылев и др., 1992) отмечается, что *A. regelianum* цветет, как правило, в конце июня—июле, т. е. после сенокоса, поэтому в цветущем состоянии его трудно найти. Сохраняется он там, где по тем или иным причинам не скашивается. Имеющиеся литературные данные о том, что он цветет в августе, не совсем точны. Дело в том, что к этому времени степь, как правило, ежегодно выгорает, все травянистые растения засыхают; так продолжается до осенних дождей, когда степь снова начинает зеленеть. Наши наблюдения в течение последних лет показали, что у других видов лука, представленных на этой территории (*A. sphaerocephalon, A. lineare* L., *A. flavescens* Bess.), период цветения приходится на вторую половину июня—начало июля. *A. paczoskianum* Tuzs. заканчивает цветение еще раньше. Что касается *A. regelianum*, то растения первой популяции (9 июля 1996 г.) еще находились в фазе массового цветения, хотя температура воздуха уже достигала 30—34 °С в тени и гораздо выше на солнце, где как раз и произрастает лук регелевский. Затем наступили очень жаркие дни с температурой воздуха в дневные часы в тени выше 40 °С, а 19 июля растения второй популяции предстали перед нами уже закончившими цветение, почти засохшими, с созревающими семенами.

По феноритмотипу *A. regelianum* — длительно вегетирующее зимнезеленое растение. Его вегетация начинается осенью и завершается в июле следующего

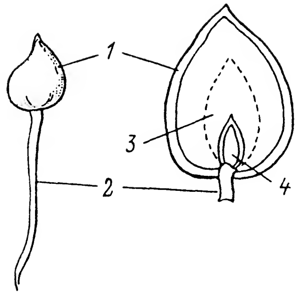


Рис. 4. Луковица-детка *Allium regelianum*.

1 — покровная чешуя; *2* — столон; *3* — запасающая чешуя; *4* — зачатки листьев.

года.[2] Зрелая луковица представлена единственной запасающей низовой чешуей, покрытой сухими влагалищами отвегетировавших листьев. В их пазухах на тонких столонах разной длины (от 0.5 до 3 см) расположены луковицы-детки. Они четко просматриваются под сухими пленчатыми чешуями луковицы (рис. 3).

Луковица *A. regelianum* возобновляется ежегодно, т. е. запас ее низовой чешуи полностью расходуется в течение года на формирование новой почки возобновления и луковиц-деток. Пазушные почки, из которых формируются луковицы-детки, закладываются осенью, в период начала новой вегетации растения. Их развитие продолжается в течение весны и лета следующего года. К концу вегетации материнского растения луковицы-детки достигают максимального размера — 0.6—0.8 см в диам. Каждая из них покрыта очень плотной замкнутой темно-коричневой чешуей. Последняя в виде капсулы окружает единственную запасающую чешую, в основании которой находятся зачатки листьев (рис. 4).

После отмирания наружных луковичных чешуй, луковицы-детки освобождаются и еще некоторое время остаются механически связаны с материнским растением с помощью столона. Однако ткань столона вскоре разрушается, детки начинают самостоятельное существование. Формирующиеся из года в год, луковицы-детки образуют вокруг материнской луковицы группу разновозрастных луковиц. Между тем, далеко не все детки способны прорастать в первый год после формирования. Плотная покровная чешуя не только надежно защищает их от неблагоприятных условий (высокая температура, сухость воздуха и почвы), но, по-видимому, способствует их длительному пребыванию (при необходимости) в периоде покоя.

Изучение естественного возобновления лука регелевского в природных условиях представляет особый интерес, а тем более что сведения по этому вопросу в литературе отсутствуют. Возможно, именно вегетативный способ размножения является основным для этого редкого растения в связи с неблагоприятными для прорастания семян экологическими и фитоценотическими условиями (засуха, высокая плотность задернения почвы).

В дальнейшем необходимо проверить, является ли этот вид типичным галофитом, растущим на засоленных почвах. Это утвердившееся мнение основывается на том, что Беккером в Сарепте он был собран на солонцах. Судя по местонахождению, этот вид обладает каким-то запасом экологической пластичности, произрастая на разных почвах в разных подзонах. Анализ почвы в местах произрастания растений поможет разработать агротехнику выращивания лука регелевского в культуре.

Лук регелевский высокодекоративен, вероятно, он обладает и витаминно-фитонцидными свойствами. Он представляет интерес для селекции как красивоцветущее луковичное растение. Необходимо крайне бережно относиться к этому редчайшему виду в природе и, по возможности, шире распространять его в культуре.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Брылев В. А., Баштаник Д. Ф., Володина Н. Г. и др. Красная книга: Редкие и охраняемые растения и животные Волгоградской области. Волгоград, 1992. 148 с.

Введенский А. И. Род 267. Лук — *Allium* L. // Флора СССР. М.—Л., 1935. Т. 4. С. 241—242.

---

[2] Растения, высаженные в холодной оранжерее и в открытом грунте Санкт-Петербургского ботанического сада, сохранили свой ритм развития.

Ильин М. М. Сем. XXII. *Liliaceae.* Лилейные // Флора Юго-Востока Европейской части СССР. Л., 1929. Вып. 3. С. 355—356.

Красная книга СССР. М., 1984. Т. 2. 480 с.

Красная книга РСФСР (Растения). М., 1988. 590 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 28 II 1997

УДК 581.9 (571.6)

Бот. журн., 1997 г., Т. 82, № 9

© **В. М. Ван**

К ФЛОРЕ КОМСОМОЛЬСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА (ДАЛЬНИЙ ВОСТОК РОССИИ)

V. M. VAN. ON THE FLORA OF THE KOMSOMOLSK RESERVATION (THE RUSSIAN FAR EAST)

Приведены 58 таксонов, новых для Комсомольского заповедника, 9 из которых — сорные и адвентивные. Уточнены определения по 26 приводившимся ранее видам. Установлено, что *Polygonum divaricatum, Artemisia koidzumi, Cirsium maakii, Thalictrum simplex* были указаны для заповедника ошибочно. Общий список растений, известных к настоящему времени для Комсомольского заповедника, содержит 689 видов, 80 из которых (11.6 %) сорные и адвентивные.

Для Комсомольского государственного заповедника (КГЗ) указывалось 635 видов сосудистых растений (Ван, 1988). В результате дополнительных исследований в 1987—1990 гг. этот список дополнился. Кроме того, часть собранного ранее материала переопределена нами, а также авторами обработок в процессе их работы над сводкой «Сосудистые растения советского Дальнего Востока»; изменились наши представления относительно объема и номенклатуры некоторых видов.

Далее приведены дополнения и уточнения к списку сосудистых растений заповедника, за исключением чисто номенклатурных. Сборы автора статьи приводятся без указания коллектора. Гербарные образцы хранятся в гербариях КГЗ и Биолого-почвенного института (VLA), дубликаты частично переданы в LE. Знаком «+» отмечены виды, пополняющие список.

$^+$ *Botrychium boreale* Mild. Встречен однажды в березовом лесу в окр. кордона «Каменка», верховье Амбарной пади, 15 VI 1988.

Dryopteris expansa (C. Presl) Fras.-Jenk. et Jermy (*D. austriaca* auct. non (Jacq.) Woynar ex Schinz et Thell.: Ван, 1988). 3 местонахождения: гора Чоккеты, ельник, 8 IX 1980; окр. кордона «Каменка», пойма ключа, ельник, 7 VI 1981; верховье р. Большая Таланда, пойменный лес, 2 VIII 1990.

Gymnocarpium jessoense (Koidz.) Koidz. (*G. robertianum* auct. non (Hoffm.) Newm: Ван, 1988). В среднем течении р. Сиутару, крутой склон долины, на россыпях камней среди горного ельника, 12 VII 1985.

Parathelypteris nipponica (Franch. et Savat.) Ching (*Thelypteris palustris* auct. non Schott: Ван, 1988). Устье ключа Золотого, марь, 2 IX 1985, Г. Левицкая; терраса оз. Золотое, релка из березы овальнолистной, 22 VII 1981.

$^+$ *Athyrium monomachii* (Kom.) Kom. Мы приводили 2 вида кочедыжника родства *A. filix-femina* (L.) Roth: собственно *A. filix-femina* и *A. sinense* Rupr. (последний под названием *A. rubripes* (Kom.) Kom.). Ревизия, проведенная после выхода обработки Н. Н. Цвелева (1991а), показала, что большинство образцов, определенных нами ранее (Ван, 1988) как *A. filix-femina*, относятся к *A. monomachii.* Это наиболее часто встречающийся в КГЗ вид кочедыжника. Гораздо реже встречается *A. sinense*, только один образец соответствует описанию *A. filix-femina* s. str., приведенному в указанной обработке: устье р. Большая Таланда, пойма, 22 VII 1989.

Polypodium sibiricum Sipl. (*P. virginianum* auct. non L.: Ван, 1988). Цвелев (1991б) признает видовой статус сибирско-дальневосточных популяций многоножки, которые в других работах (Черепанов, 1981; Ворошилов, 1982; Флора Сибири, 1988, и др.) объединяются с североамериканским *P. virginianum*. В КГЗ это обычный вид, произрастающий в тенистых хвойных лесах на поваленных стволах деревьев, приствольных моховых подушках, на влажных скалах.

Larix cajanderi Mayr (*L. gmelinii* auct. non (Rupr.) Rupr.: Ван, 1988). В последней обработке рода (Коропачинский, 1989) для нашего района приводится *L. cajanderi*. *L. gmelinii* едва заходит на запад Дальнего Востока (Абаимов, Коропачинский, 1984; Коропачинский, 1989). Одна из основных лесообразующих пород заповедника.

Ranunculus japonicus Thunb. (*R. grandis* auct. non Honda: Ван, 1988). Луга, кустарники.

Chelidonium asiaticum (Hara) Krachulkova (*C. majus* auct. non L.: Ван, 1988). Т. А. Безделева (1987) считает оправданным выделение этого вида из состава *C. majus*, так как азиатские популяции имеют иной хромосомный набор и отличаются морфологически.

$^+$ *Stellaria bungeana* Fenzl. В тенистых пойменных лесах. Одно местонахождение: низовье р. Большая Таланда, пойма, 22 VII 1989.

$^+$ *Axyris amaranthoides* L. Заносный вид, появился в массе на галечниковых отмелях р. Горин у с. Бичи в 1990 г., видимо, занесен наводнением. Собран 16 VIII 1990.

$^+$ *Corispermum elongatum* Bunge. Отмели: отмель р. Амур в 300 м выше протоки Прокоп, 8 VII 1989.

$^+$ *Persicaria foliosa* (Lindb. fil.) Kitag. Редко. По сырым местам, канавам, у дорог: устье р. Ченки, разнотравный луг, у дороги, 8 VII 1984, опр. Н. Н. Цвелев IX 1986.

P. sungareensis Kitag. (*Polygonum trigonocarpum* auct. non (Makino) Kudo et Masam.: Ван, 1988). По отмелям и галечникам рек. Р. Горин, окр. с. Бичи, ивняк, 13 VII 1982, опр. Н. Н. Цвелев; р. Горин у кордона «Тихая», остров, 30 VII 1988. Судя по приведенным в обработке Цвелева (1989) пунктам сбора, это крайние северо-восточные местонахождения на Нижнем Амуре.

P. scabra (Moench) Mold. var. *amurica* Tzvel. Отмели, редко: р. Горин, окр. с. Бичи, отмель, 14 VI 1982. (Тип: Цвелев, 1989). *P. scabra* var. *incana* (F. W. Schmidt) Tzvel. встречается как сорное растение.

$^+$ *Polygonum calcatum* Lindm. На тропинках, по обочинам дорог, сорным местам: в нижнем течении р. Каменка, обочина дороги, 29 VII 1981, опр. Н. Н. Цвелев 1 X 1986.

P. neglectum Bess. (*P. aviculare* auct. non L.: Ван, 1988). У дорог, на тропинках, пустырях, по отмелям: берег протоки Шарголь, отмель, 13 VII 1982, опр. Н. Н. Цвелев; устье р. Ченки, речная терраса, разнотравный луг, у дороги, 8 VII 1984, опр. Н. Н. Цвелев; стационар «Золотой», усадьба, 6 VIII 1988.

$^+$ *P. sabulosum* Worosch. Редкое отмельное растение, иногда как сорное: с. Бичи, у тропинки, 15 VII 1982, опр. Н. Н. Цвелев.

Fagopyrum esculentum Moench (*F. tataricum* auct. non (L.) Gaertn.: Ван, 1988). Занесен на территорию научного стационара «Золотой» в 1985 г., с тех пор встречается на нарушенных местах усадьбы: 6 IX 1985, Г. Левицкая; VII 1987; 6 VIII 1988.

$^+$ *Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr. На моховых подушках по сфагновым болотам. Встречается реже, чем указывавшийся ранее *O. palustris* Pers.: окр. кордона «Тихая», надпойменная терраса, сфагновое болото, 2 VIII 1988.

Empetrum stenopetalum V. Vassil. (*E. nigrum* auct. non L.: Ван, 1988). На россыпях камней вершины горы Чоккеты: 10 VI 1980 и 19 VII 1984. Рекомендован к особой охране в КГЗ вместе с комплексом монтанных видов (Ван, 1993), так как распространен изолированно и на очень ограниченной площади.

⁺ *Salix × vorobievii* Korkina. Лиственные и смешанные леса, по опушкам, иногда в пойменных ивняках. Гора Чоккеты, северо-восточный склон, старая гарь, 9 IX 1980; долина р. Горин у мыса Второй Бык, пойменный остров, 14 VII 1980; окр. кордона «Каменка», смешанный лес, 6 VI 1985. Все образцы определены В. А. Недолужко. Гибрид *S. caprea* L. с *S. schwerinii* E. Wolf (Недолужко, 1990, 1995).

⁺ *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et Gray. Среди кустарника у стационара «Золотой». Разводится как декоративное растение, дичает (Ворошилов, 1982). В 1988 г. был посажен лесниками на клумбу, «ушел» из культуры.

⁺ *Cardamine leucantha* (Tausch) O. E. Schulz. В тенистых пойменных лесах: р. Большая Таланда, пойма, 12 VI 1989, Г. Бусаренко.

Arabis hirsuta (L.) Scop. (*A. sagittata* auct. non (Bertol.) DC.: Ван, 1988). По береговым скалам, лугам. А. Н. Беркутенко (1988) не приводит *A. sagittata* для Дальнего Востока России.

⁺ *Sedum telephium* L. Редко. На лесных полянах, у дорог: окр. кордона «Каменка», обочина лесовозной дороги, VII 1994.

⁺ *Potentilla paradoxa* Nutt ex Torr. et Gray. Сорный вид, на пустырях, у дорог: стационар «Золотой», у тропинки, VIII 1988; окр. кордона «Каменка», у дороги, 10 VII 1989.

⁺ *Sanguisorba tenuifolia* Fisch. ex Link. Окр. кордона «Тихая», травяное болото, 3 VIII 1988.

⁺ *Lythrum intermedium* Ledeb. Мыс Второй Бык, галечниковая отмель, 15 VIII 1980, Т. Шелестова (как *L. salicaria* L.). Редко. Отличается от *L. salicaria* отсутствием опушения (Петелин, 1988).

⁺ *Epilobium fastigiato-ramosum* Nakai. По влажным лугам: окр. кордона «Каменка», обочина лесовозной дороги, 11 VII 1989; р. Горин в 3 км выше устья р. Большая Таланда, надпойменная терраса, сфагновое болото, 10 VII 1989.

E. maximowiczii Hausskn. (*E. glandulosum* auct. non Lehm.: Ван, 1988). При узкой трактовке *E. glandulosum* образцы из КГЗ относятся к *E. maximowiczii*, имеющему дальневосточный ареал (Скворцов, 1991).

⁺ *Myriophyllum ussuriense* (Regel) Maxim. Очень редкое растение мелководных водоемов, иногда отмельное: р. Горин в 0.5 км ниже протоки Тихой, отмель, 6 VIII 1988.

⁺ *M. verticillatum* L. Пойменные озера, заливы: оз. Золотое, 11 VIII 1987.

⁺ *Glycine soja* Siebold et Zucc. Куртина из нескольких растений была встречена 27 VII 1989 г. в ивняке на берегу р. Амур в 0.5 км выше протоки Прокоп.

⁺ *Vicia ramuliflora* (Maxim.) Ohwi (*V. venosa* auct. non (Willd ex Link) Maxim.: Ван, 1988). Обычный вид лиственных и смешанных лесов. Вслед за С. К. Черепановым (1981) мы объединили его с *V. venosa*. Н. С. Павлова (1989) признает видовой статус этого таксона. *V. venosa* s. str. встречается в КГЗ гораздо реже: окр. кордона «Тихая», березовая релка, 2 VIII 1988; верховья р. Малая Таланда, кедровник, 8 VIII 1990.

V. japonica A. Gray (*V. heterophylla* Worosch.: Ван, 1988). По береговым скалам, сухим склонам.

V. woroschilovii N. S. Pavlova (*V. japonica* auct. non A. Gray: Ван, 1988). По сухим опушкам, среди кустарника.

⁺ *Uraspermum aristatum* (Thunb.) O. Kuntze. Редко. По долинным лесам, в прирусловых зарослях: верховье р. Пимигли-Восточной, берег ключа, 31 VII 1987.

Heracleum dissectum Ledeb. (*H. dulce* auct. non Fisch.: Ван, 1988). Долинные леса. Образцы из заповедника можно определить как *H. moellendorffii* Hance, который отличается от *H. dissectum* s. str. по строению плодов и ряду других признаков (Горовой, 1966), однако М. Г. Пименов (1987) считает, что эти отличия лежат в рамках изменчивости одного широко распространенного вида.

⁺ *Galium kamtschaticum* Stell. ex Schult. et Shult. fil. Редко, по долинам рек: верховье р. Пимигли-Восточной, пойма ключа, 31 VII 1987.

⁺ *G. physocarpum* Ledeb. На лугах, среди кустарников: окр. кордона «Каменка», у дороги, VII 1989.

+ *G. ruthenicum* Willd. Смешивался нами с *G. verum* L., от которого отличается густоволосистыми завязами и плодами (Петелин, 1991). Окр. с. Бичи, дубняк, 27 VI 1985, опр. Д. Петелин, 3 X 1986.

+ *Veronica maximowicziana* Worosch. Очень редко. По отмелям: берег протоки Шарголь, отмель, 11 VII 1989.

+ *Utricularia intermedia* Hayne. Изредка. В мелководных водоемах: окр. кордона «Золотой», сфагновое болото, в лужице и в оз. «Золотое», 13 VIII 1987.

+ *Scutellaria ochotensis* Probat. Влажные луга, берега рек, ивняки: окр. с. Бичи, о-в Полустанский, ивняк, 24 VI 1984; берег ключа Намек, 6 VII 1985 (паратипы, Пробатова, Крестовская, 1995).

+ *Elsholtzia ciliata* (Thunb.) Hyl. Сорное, по огородам: с. Бичи, 16 VIII 1990.

+ *Sonchus arvensis* L. На огородах: стационар «Золотой», усадьба, 6 VIII 1988.

+ *Cirsium setosum* (Willd.) Bieb. Пустыри, огороды: стационар «Золотой», усадьба, 6 VII 1988.

+ *Bidens maximowicziana* Oetting. (*B. radiata* auct. non Thuill.: Ван, 1988). По берегам рек, на лугах, в ивняках. От *B. radiata* s. str. отличается 5—7-раздельными с согнуто пильчато-зубчатым краем листьями (Баркалов и др., 1992).

Bidens radiata Thuill. s. str. По сорным местам, берегам водоемов: с. Бичи, пустырь, 12 VIII 1988.

+ *Gnaphalium mandshuricum* Kirp. Берег протоки Шарголь, отмель, 11 VIII 1989, опр. В. Баркалов.

+ *G. pilulare* Wahlenb. Окр. кордона «Золотой», 6 IX 1985, Г. Левицкая; опр. В. Баркалов, 29 VIII 1989.

+ *Inula japonica* Thunb. Берега рек, по ивнякам и сырым лугам: о-в Полустанский, ивняк, 11 VIII 1988.

Tripleurospermum inodorum (L.) Sch. Bip. (*Matricaria perforata* auct. non Merat: Ван, 1988). Пустыри с. Бичи.

Solidago dahurica (Kitag.) Kitag. (*S. decurrens* auct. non Lour.: Ван, 1988). Обычный вид смешанных и лиственных лесов.

+ *Alisma plantago-aquatica* L. По берегам водоемов: о-в Полустанский, берег пойменного озера, 11 VIII 1988.

+ *Potamogeton richardsonii* (A. Benn.) Rydb. Таландинский залив, в медленнотекущей воде, 12 VIII 1989.

+ *Scheuchzeria palustris* L. На сфагновых болотах, по берегам зарастающих водоемов: окр. стационара «Золотой», берег старицы, на сплавине, VIII 1987; окр. кордона «Тихая», сфагновое болото, 3 VIII 1988.

+ *Lloydia triflora* (Ledeb.) Baker. Долинные широколистные и смешанные леса. Долина Осинового ключа, широколиственный лес, VI 1991, В. Калашников.

+ *Habenaria linearifolia* Maxim. Изредка. По сфагновым болотам и берегам зарастающих водоемов. Р. Горин в 4 км ниже стационара «Золотой», берег старицы, болото, 13 VIII 1987; надпойменная терраса р. Горин между устьями р. Большая Таланда и ключа Золотого, сфагновое болото, 10 VIII 1989.

+ *Juncus gracillimus* (Buchenau) V. Krecz. et Goutch. У дорог, на заболоченных местах: окр. кордона «Тихая», заболоченная просека, 2 VIII 1988.

+ *J. leschenaultii* J. Gray ex Laharpe. Песчаные и илистые берега водоемов (Новиков, 1985). Берег протоки Шарголь, придорожная канава, 11 VII 1989.

+ *J. tenuis* Willd. У дорог, по заболоченным местам. Верховье Амбарной пади, на минполосе,[1] 13 VI 1988.

+ *J. virens* Buchenau. Заболоченные луга: верховье Амбарной пади, на минполосе, 13 VI 1988.

Bolboschoenus yagara (Ohwi) A. E. Kozhevnikov (*B. maritimus* auct. non (L.) Palla: Ван, 1988). По берегам водоемов, на мелководьях.

---

[1] Противопожарная полоса, очищенная от растительности и почвенного покрова (минерализованная).

Eleocharis yokoscensis (Franch. et Savat.) Tang et Wang (*E. acicularis* auct. non (L.) Roem. et Schult.: Ван, 1988). Берега водоемов, по влажным местам.

E. ussuriensis Zinserl. (*E. mamillata* auct. non Lindb. fil.: Ван, 1988). Илистые отмели, травяные болота. *E. mamillata* — сибирский вид, проникающий на Дальний Восток в бассейне верхнего Амура (Кожевников, 1988).

⁺ *Carex drymophila* Thurcz. et Steud. Долинные леса. Окр. кордона «Тихая», березовая релка, 4 VIII 1988.

⁺ *C. foliabunda* A. E. Kozhevnikov. Леса, суховатые склоны. Окр. с. Бичи, береговой обрыв, VIII 1988, опр. А. Е. Кожевников; Верховье р. Малая Таланда, кедровник, 8 VIII 1990.

C. korkischkoae A. E. Kozhevnikov (*C.* sp.: Ван, 1988). Дубовые леса, сухие склоны. Мыс Первый Бык, дубняк, 28 VI 1985. Близок к *C. lanceolata* Boott, от которого отличается плотными колосками с прямой (а не извилистой) осью и листьями, в 1.5—2 раза превышающими стебель (Кожевников, 1987).

⁺ *C. laevissima* Nakai. Разреженные леса, просеки. Окр. кордона «Тихая», заболоченная просека, 2 VIII 1988; опр. А. Е. Кожевников, 31 I 1990.

C. lancibracteata A. E. Kozhevnikov (*C.* sp.: Ван, 1988). Дубняки, сухие склоны. Берег протоки Шарголь, дубняк, 9 VI 1985; окр. с. Бичи, дубняк, 27 VI 1985.

⁺ *C. macroura* Meinsh. Хвойные леса. Верховье Амбарной пади, горный ельник, 6 VI 1985.

⁺ *C. middendorffii* Fr. Schmidt. Моховые болота. Окр. кордона «Тихая», сфагновое болото, 3 VIII 1988.

⁺ *C. pseudocuraica* Fr. Schmidt. Болота, зарастающие берега водоемов. Берег протоки Шарголь, надпойменная терраса, травяное болото, 14 VI 1988.

C. pseudosabynensis (Egor.) A. E. Kozhevnikov (*C. hypochlora* auct. non Freyn: Ван, 1988). Обычный вид разреженных лесов.

⁺ *C. rostrata* Stokes. Зарастающие берега водоемов, болота. Оз. Золотое, на сплавине, 11 VIII 1988; берег протоки Шарголь, болото, на волоке, 14 VII 1988.

⁺ *C. sabynensis* Less. ex Kunth. Лиственные и смешанные леса. Окр. кордона «Каменка», молодой лиственничник с березой на гари, 12 VI 1988.

⁺ *C. vorobjevii* A. E. Kozchevnikov Дубняки, сухие склоны. Окр. кордона «Каменка», шлейф склона, березняк, 11 VI 1988, опр. А. Е. Кожевников; окр. кордона «Каменка», дубняк, 12 VI 1988; берег протоки Шарголь, дубняк, 14 VI 1988.

⁺ *Phleum pratense* L. Обнаружен на территории научного стационара «Золотой», 31 VII 1990. Заносное.

⁺ *Avena sativa* L. Появился на кордоне «Тихая» в 1988 г. на территории усадьбы. Собран 6 VIII 1988.

⁺ *Hordeum distichon* L. Как и предыдущий вид, занесен на кордон «Тихая» в связи с содержанием здесь лошади. Собран 2 VIII 1988.

⁺ *Eragrostis pilosa* (L.) Beauv. Отмечен на отмелях р. Горин у кордона «Тихая». Собран 29 VII 1988. Указанный ранее (Ван, 1988) *E. amurensis* Probat. приурочен к долине р. Амур.

⁺ *Typha laxmannii* Lepech. Редко. Кордон «Каменка», усадьба, кювет, VII 1994.

Ошибочно для КГЗ были также указаны *Polygonum divaricatum* L., *Artemisia koidzimii* Nakai, *Cirsium maackii* Maxim., *Thalictrum simplex* L.

С учетом перечисленных дополнений и изменений список сосудистых растений КГЗ увеличился на 58 видов и содержит 689 видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абаимов А. П., Коропачинский И. Ю. Лиственницы Гмелина и Каяндера. Новосибирск, 1984. 120 с.

Баркалов В. Ю., Коробков А. А., Цвелев Н. Н. Сем. Астровые (Сложноцветные) — *Asteraceae* (*Compositae*) // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1992. Т. 6. С. 9—413.

Безделева Т. А. Сем. Маковые — *Papaveraceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 37—69.

Беркутенко А. Н. Сем. Капустные — *Brassicaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1988. Т. 3. С. 38—115.

Ван В. М. Сосудистые растения Комсомольского заповедника (Хабаровский край) // Комаровские чтения. Владивосток, 1988. Вып. 35. С. 69—122.

Ван В. М. Особоохраняемые виды сосудистых растений Комсомольского заповедника (Дальний Восток России) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 2. С. 134—139.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Горовой П. Г. Зонтичные Приморья и Приамурья. М.—Л., 1966. 295 с.

Кожевников А. Е. Новые виды *Carex* L. (sectio *Digitatae* (Fries) Christ) с советского Дальнего Востока // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92. Вып. 6. С. 127—136.

Кожевников А. Е. Сем. Сытевые — *Cyperaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1988. Т. 3. С. 175—403.

Коропачинский И. Ю. Сем. Сосновые — *Pinaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1989. Т. 4. С. 9—20.

Недолужко В. А. Конспект ивовых *Salicaceae* советского Дальнего Востока // Хорология и таксономия растений советского Дальнего Востока. Владивосток, 1990. С. 83—100.

Недолужко В. А. Сем. Ивовые — *Salicaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1995. Т. 7. С. 145—211.

Новиков В. С. Сем. Ситниковые — *Juncaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 57—88.

Павлова Н. С. Сем. Бобовые — *Fabaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1989. Т. 4. С. 191—339.

Петелин Д. А. Сем. Дербенниковые — *Lythraceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1988. Т. 3. С. 131—133.

Петелин Д. А. Сем. Мареновые — *Rubiaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1991. Т. 5. С. 212—234.

Пименов М. Г. Сем. Сельдерейные — *Apiaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 203—277.

Пробатова Н. С., Крестовская Т. В. Сем. Яснотковые — *Lamiaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1995. Т. 7. С. 294—379.

Скворцов А. К. Сем. Кипрейные — *Onagraceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1991. Т. 5. С. 187—205.

Флора Сибири. *Lycopodiaceae* — *Hydroharitaceae* / Сост. Л. И. Кашина, И. М. Краснобоpов, Д. Н. Шауло и др. Новосибирск, 1988. 200 с.

Цвелев Н. Н. Сем. Гречиховые — *Polygonaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1989. Т. 4. С. 25—122.

Цвелев Н. Н. Сем. Кочедыжниковые — *Athyriaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1991а. Т. 5. С. 47—59.

Цвелев Н. Н. Сем. Многоножковые — *Polypodiaceae* // Там же. 1991б. Т. 5. С. 30—36.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 509 с.

Комсомольский-на-Амуре государственный
педагогический институт

Получено 11 VII 1996

УДК 581.9 (479.25)

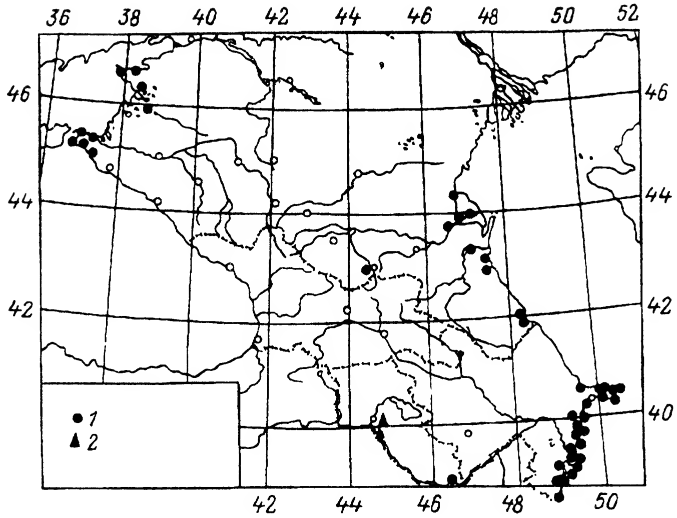
Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 9

© Э. Ц. Габриэлян, И. Г. Аревшатян, П. П. Гамбарян

НОВЫЕ ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В АРМЕНИИ

E. Ts. GABRIELIAN, I. G. AREVSHATIAN, P. P. GAMBARIAN. NEW FLORISTIC RECORDS IN ARMENIA

Приведены данные о находке нового для Армении рода *Tournefortia* (*Argusia*) (*Boraginaceae*) и 13 новых редких видов сосудистых растений из различных семейств.



Tournefortia sibirica (*1*) и *Sternbergia colchiciflora* (2) на Кавказе.

В результате экспедиционных поездок последних лет выявлены новые и редкие для Армении таксоны. Далее приводим некоторые из них.

Tournefortia sibirica L. (*Argusia sibirica* (L.) Dandy). Новый род и вид для Южного Закавказья. Мегринский р-н Армении, в долине р. Аракс, на сухих щебнистых местах между р. Мегри и д. Алдара, 8 V 1996, Э. Габриэлян (опр. Т. Н. Попова).

На Кавказе этот вид распространен главным образом узкой лентой вдоль побережья Каспийского моря и на крайнем северо-западе Предкавказья по берегу Черного моря (см. рисунок, *1*). Общее распространение *T. sibirica* довольно широко: в Юго-Восточной Европе (также по берегу Черного моря — в Болгарии, Румынии), Восточной Сибири, Монголии, Китае, Корее, на Дальнем Востоке и в Японии. В Турции он редок, известен только из европейской части страны и окр. Самсуна. В Иране H. Riedl (1967) приводит этот вид как *Messerschmidia sibirica* (L.) L. Здесь он также растет на прибрежных песках Каспия в Гиляне, Горгане и Мазандаране (Dandy, 1972; Edmondson, 1978).

Actinolema macrolema Boiss. Собран с юго-восточных отрогов хр. Урцского на южном глинистом макросклоне напротив с. Ерасх (Араздаян), 1 VII 1978, И. Аревшатян (опр. П. Гамбарян).

Ранее это весьма своеобразное зонтичное растение было известно только из третичных красных глин в окр. Еревана. Общий ареал этого вида ограничен Внутренней Анатолией, Сирийской пустыней, северным Ираком и северо-западным Ираном.

Alcea sophiae Iljin. Собран на правобережье р. Раздан, по обочине дороги близ моста на Егвард, на сухих каменистых склонах, 15 VII 1996, П. Гамбарян (опр. Гамбарян).

Новый вид для флоры Еревана. Этот эндемик Армении был известен только из Ширакского флористического района (Тахтаджян, 1954; Габриэлян, 1973).

Alisma lanceolatum With. Найден в окр. Авана, вдоль оросительной канавы, 26 VIII 1996, П. Гамбарян (опр. Гамбарян).

В Красной книге Армении (Габриэлян и др., 1990) указан как исчезнувший вид.

Asperula caucasica Pobed. Собран в двух пунктах Северной Армении: Иджеванский р-н, в окр. с. Тала, в лесу (заказнике) с *Corylus colurna*, 1400 м над ур. м., 30 V 1980. Э. Габриэлян (опр. А. Еленевский); там же, окр. с. Гандзакар (Верин Агдан), опушка леса, 1200 м над ур. м., 30 V 1980, Э. Габриэлян (опр. А. Еленевский).

Новый вид для Армении. Красивое растение с голубовато-лиловыми головчатыми соцветиями, окруженными прицветными листьями. Гиркано-эвксинский элемент, встречается в северной Анатолии (Гиресун, Трабзон, Чорух), на Западном и Северо-Западном Кавказе, в северном Иране.

Astragalus bicolor Lam. Найден в Севанском флористическом районе в окр. с. Сотк (Зод), на склонах гор вокруг золотых приисков, 2150 м над ур. м., 10 VIII 1996, Э. Назарова (опр. Аревшатян).

Редкий вид.

A. eriopodus Boiss. Хр. Дарелегис, на берегу р. Арпа, 6 VI 1978, Н. Ханджян (опр. И. Аревшатян).

Очень редкий вид, известный только с третичных глин в окр. Еревана. Встречается только в Турецкой Армении и на севере Ирана.

A. goktschaicus Grossh. Собран в Верхне-Ахурянском флористическом районе: оз. Арпи, на Пеликаньем о-ве, 17 VII 1991, Э. Габриэлян (опр. И. Аревшатян).

Редкий вид, описанный из Армении (бассейн оз. Севан). Этот вид встречается в Турецкой Армении, Джавахетии, Нахичевани и Талыше.

A. lunatus Pall. Собран в Лорийском флористическом районе: Северная Армения, окр. Ванадзора (Кировакана), местность Димац, левый берег р. Памбак, среди скал, 5 VI 1975, Э. Габриэлян (опр. И. Аревшатян).

Новый вид для Армении. Редкий вид, описанный из Ирана. На Кавказе известен из Дагестана и Азербайджана (Гроссгейм, 1952; Сытин, 1988).

Chaerophyllum humile Bieb. (=*C. kiapazi* Woronow). Зангезурский хр., на южных склонах г. Хуступ, на россыпях и осыпях на высоте 2900—3000 м над ур. м., 12 VII 1987, С. Балоян (П. Гамбарян определил данное растение как *C. kiapazi*, а М. Пименов — как *C. humile*).

Новый вид для Армении. Этот эндемик Кавказа встречается в Западном и Восточном Кавказе, Дагестане, Колхиде, Юго-Западном Закавказье, изредка в Карабахе.

Gentiana olivieri Griseb. Окр. Авана (сев. окраина Еревана) на сухих каменистых склонах, 25 V 1996, П. Гамбарян (опр. Гамбарян).

Редчайший вид, известный на Кавказе только из Армении с известняковых склонов горных массивов Ерах и Урц, а также из Ачина (Аветисян, 1980).

Lens orientalis (Boiss.) Hand.-Mazz. Собран в Дарелегисском флористическом районе, в ущелье р. Арпа близ развилки дороги на Джермук и в Терпское ущелье, среди скал, 9 VI 1995, Э. Габриэлян (опр. Габриэлян).

Редкий вид, известный только из нескольких пунктов Араратской долины.

Sternbergia colchiciflora Waldst. et Kit. Окр. с. Джрвеж на сухих глинистых склонах, 5 X 1995, П. Гамбарян (опр. Э. Габриэлян); между Джрвежем и с. Вохчаберд, на сухих глинистых склонах и в кустарниковых зарослях, 10 X 1995, Э. Габриэлян, П. Гамбарян, К. Таманян (опр. Э. Габриэлян); окр. с. Шорахбюр, близ Эребунийского заповедника, на третичных пестрых глинах, 14 X 1995, К. Дзагурова (опр. Э. Габриэлян); окр. с. Джрвеж, на сухих склонах, 10 V 1996, П. Гамбарян (опр. Э. Габриэлян).

Новый вид для флоры Еревана (см. рисунок, 2). Этот вид приводится для Северной Армении (окр. с. Тала) согласно единственной находке, хранящейся в гербарии Ереванского университета, которую, несмотря на неоднократные наши поиски, не удалось повторить (Mathew, 1978; Габриэлян, Григорян, 1984; Габриэлян и др., 1990). Несмотря на то что *S. colchiciflora* растет в непосредственной близости от Еревана, этот вид оставался незамеченным не только из-за своих крошечных размеров, но еще и потому, что, за исключением *Colchicum umbrosum* Steven и *Crocus speciosus* Bieb., отсутствующих во флоре Еревана, в Армении практически нет осеннецветущих однодольных (Mathew, 1978).

Trifolium pheleoides Pourr. ex Willd. Собран в Аштаракском р-не, в предгорьях горного массива Арагац, к востоку от с. Бюракан, в ущелье близ развалин церкви Артаваздик, 3 VI 1996, П. Гамбарян (опр. И. Аревшатян).

Новый вид для флоры Еревана, распространенный в Средиземноморье, Малой Азии и на Кавказе. В Армении был известен только из Зангезура и Мегри.

Пользуясь случаем, хотим выразить благодарность Международному фонду Дж. Сороса за полученный грант, из средств которого были совершены экспедиционные поездки последних лет.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян В. Е. Род Горечавка — *Gentiana* // Флора Армении. Ереван, 1980. Т. 7. С. 34—44.

Аревшатян И. Г. Ревизия *Astragalus* Армении (*Fabaceae*) секции *Chlorosphaerus* и *Hololeuce* // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 4. С. 96—101.

Габриэлян Э. Ц. Род Шток-роза — *Alcea* L.; род *Actinolema* Fenzl. // Флора Армении. Ереван, 1973. Т. 6. С. 69—79; 264.

Габриэлян Э. Ц., Григорян А. А. Новый род *Sternbergia* Waldst. et Kit. (*Amaryllidaceae*) во флоре Армении // Биол. журн. Армении. 1984. Т. 37. № 3. С. 245—247.

Габриэлян Э. Ц., Аветисян В. Е., Барсегян А. М. и др. Красная книга Армянской ССР. Исчезающие и редкие виды растений. Ереван, 1990. 283 с.

Гроссгейм А. А. Род астрагал — *Astragalus* L. Секция *Onobrychium* Bunge // Флора Кавказа. 2-е изд. М.—Л., 1952. Т. 5. С. 304—314; 1962. Т. 4. С. 179—186.

Сытин А. К. Ревизия кавказских астрагалов (*Astragalus* L., *Fabaceae*) секции *Onobrychium* Bunge // Нов. сист. высш. раст. 1986. Т. 21. С. 101—102.

Тахтаджян А. Л. Карта районов флоры Армянской ССР // Флора Армении. Ереван, 1954. Т. 1. С. 6.

Dandy J. E. Note on *Argusia* Doehmer // Bot. J. Linn. Soc. 1972. Vol. 65. P. 256.

Edmondson J. R. Tournefortia L. // Flora of Turkey. Edinburgh, 1978. Vol. 6. P. 246—248.

Mathew B. Sternbergia Waldst. et Kit. // Flora of Turkey. Edinburgh, 1984. Vol. 8. P. 360—364.

Riedl H. Messerschmidia // K. H. Rechinger. Flora Iranica. 1967. Lief. 48. N 15. P. 8—9.

Институт ботаники НАН Армении
Ереван

Получено 25 XII 1996

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35 : 582.717

© А. Г. Девятов, П. Ю. Жмылев, А. Д. Кожевникова

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ АРКТИЧЕСКИХ ВИДОВ РОДА *SAXIFRAGA* (*SAXIFRAGACEAE*)[1]

A. G. DEVYATOV, P. Yu. ZHMYLEV, A. D. KOZHEVNIKOVA. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME ARCTIC SPECIES OF THE GENUS *SAXIFRAGA* (*SAXIFRAGACEAE*)

Приведены числа хромосом для 10 видов рода *Saxifraga* с территории арктической России.

Все перечисленные далее гербарные образцы собраны П. Ю. Жмылевым и хранятся в Гербарии им. Д. П. Сырейщикова Биологического факультета МГУ (MW).

Saxifraga aestivalis Fisch. et Mey., **2n = 28.** Сев.-зап. Таймыр, р. Опаловая, 75°55′ с. ш., 94°11′ в. д.; **2n = 56.** Устье р. Колыма, гора Столовая, 69°21′ с. ш., 163°34′ в. д.

S. foliolosa R. Br., **2n = 40.** Устье р. Колыма, гора Столовая, 69°21′ с. ш., 163°34′ в. д.; **2n = 56.** Запад Кольского п-ова, 67°30′ с. ш., 41° в. д.

S. hieracifolia Waldst. et Kit. ex Willd., **2n = 63.** Устье р. Колыма, гора Столовая, 69°21′ с. ш., 163°34′ в. д.; **2n = 112.** Устье р. Индигирка, 72°10′ с. ш., 148°26′ в. д.; **2n = >100.** Сев.-вост. Таймыр, ручей Радистов, 76°28′ с. ш., 111°15′ в. д.

S. hyperborea R. Br., **2n = 26.** Новосибирские о-ва, о-в Фадеевский; сев. Ямал, р. Яхадыяха, 72°43′ с. ш., 70°43′ в. д.; зап. Ямал, р. Нябыяха, 69°58′ с. ш., 67°36′ в. д.; сев.-зап. Таймыр, р. Опаловая, 75°55′ с. ш., 94°11′ в. д.

S. nivalis L., **2n = 60.** О-в Врангеля, р. Гусиная; Новосибирские о-ва, о-в Фадеевский; устье р. Индигирка, 72°10′ с. ш., 148°26′ в. д.; устье р. Яна; **2n = ок. 70.** Сев. Ямал, р. Яхадыяха, 72°43′ с. ш., 70°43′ в. д.

S. platysepala (Trautv.) Tolm., **2n = 32.** О-в Врангеля, р. Гусиная.

S. porsildiana (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky, **2n = 30.** Устье р. Колыма, гора Столовая, 69°21′ с. ш., 163°34′ в. д.

S. radiata Small, **2n = 20** (вивипарная форма). Устье р. Колыма, гора Столовая, 69°21′ с. ш., 163°34′ в. д.

S. redofskyi Adams, **2n = 20.** Устье р. Оленек, кряж Прончищева, 73°17′ с. ш., 116°55′ в. д.

S. tenuis (Wahl.) Smith ex Lindm., **2n = 20.** Сев.-вост. Таймыр, ручей Радистов, 76°28′ с. ш., 111°15′ в. д.; Новосибирские о-ва, о-в Фадеевский, сев. Ямал, р. Яхадыяха, 72°43′ с. ш., 70°43′ в. д.; о-в Врангеля, р. Гусиная.

S. nivalis L. × *S. tenuis* (Wahl.) Smith ex Lindm., **2n = 40.** Зап. берег п-ова Челюскин, р. Тессема, 77°2′ с. ш., 102°31′ в. д.; о-в Врангеля, р. Гусиная.

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова

Получено 28 III 1997

SUMMARY

The chromosome numbers of 10 *Saxifraga* species from the Russian Arctic territory are presented.

---

[1] Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 95-04-13202а).

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 92 (47 + 57) : 58 (0.91)

НИКОЛАЙ СТЕПАНОВИЧ ТУРЧАНИНОВ

(к 200-летию со дня рождения)

R. V. KAMELIN, A. K. SYTIN. NIKOLAI STEPANOVICH TURCZANINOW (ON THE OCCASION OF HIS BICENTENARY)

Два века назад, в 1796 г. родился первый из великих русских систематиков растений — Николай Степанович Турчанинов.

Ботаника в России существовала уже почти столетие. Ее создали и «русские немцы», начиная с выдающегося флориста XVIII в. И. Г. Гмелина и блестящего натуралиста энциклопедического склада П. С. Палласа, и русские ученики К. Линнея М. И. Афонин, П. Г. Демидов, продолжатели трудов Борхева-сына — Я. Петров, П. Г. Горянинов и др. Российская ботаника открывала миру флору огромных территорий от Балтики до Камчатки и Аляски, от Арктики до Гиркании, Джунгарии и Монголии. Уже цвели ботанические сады не только в Санкт-Петербурге и Москве, но и в Соликамске, Харькове и на земле Тавриды. Уже были изданы на русском языке важнейшие труды К. Линнея, путевые записки многих натуралистов, появились первые русские учебники ботаники и «Флоры». Но лишь в образе Н. С. Турчанинова российская ботаника впервые заявила о себе столь славно и оригинально, столь многообещающе. В самом деле, Н. С. Турчанинов описал, по самым скромным подсчетам, более 150 новых родов и заведомо более 1000 видов цветковых растений из Сибири, Монголии, Китая, Филиппин, Индонезии, Австралии, Новой Зеландии, Африки, Мексики, Венесуэлы, Перу, Чили. Многие выдающиеся ботаники за рубежом понимали значение работ Турчанинова, понимали его и российские ботаники.

Сейчас уже невозможно сказать, что написано о Н. С. мало. Но нельзя не сознавать, что жизнь и труды его известны нам неполно, и что до сих пор они освещались односторонне и достаточно тенденциозно. Отчасти это объясняется тем, что вспоминали о Н. С. главным образом как о создателе «Байкало-Даурской флоры», а также в годовщины его смерти. Двухсотлетний юбилей со дня рождения замечательного ученого дает повод подумать о его непростом жизненном пути, о научных трудах и о судьбе его наследия. Лучшее из того, что написано о Н. С. Турчанинове — воспоминания его современников А. Н. Бекетова (1860) и Н. Д. Борисяка (1866). Ценные сведения о Н. С. сообщили Б. М. Козо-Полянский (1915), Д. И. Литвинов (1909) и В. И. Липский (1903). Наиболее полная информация о жизни и трудах Н. С. Турчанинова собрана С. Ю. Липшицем (1964). В этой статье он поставил ряд проблем изучения творческого наследия ученого. Упомянутые источники вдохновили нас на этот краткий очерк. Мы хотим вновь напомнить, что настоящей научной биографии Турчанинова до сих пор еще нет.

Н. С. Турчанинов родился в 1796 г. (точная дата неизвестна, вероятно в мае), в деревне Никитовка Бирючинского уезда Воронежской губернии (ныне — Белгородской обл.). Отец Степан Иванович Турченинов (именно так писал свою фамилию в юности и сам Н. С.) — ротмистр в отставке — принадлежал к роду служивому (дед и прадед — сотники Остогожского полка). Однако право на дворянство С. И. Турченинов доказал лишь в 1791 г. Родовые усадьбы Турчениновых располагались в верховьях рек Валуя и Бирюка, и, вероятно, в верховьях р. Калитвы. Мать Н. С. звали Анной Гавриловной.

Как сообщал Бекетов (1860), передавший нам слова самого Н. С., Турчанинов полюбил природу с детских лет и даже пытался собирать гербарий, не зная, как надо высушивать растения. Начальное образование он получил дома, и, судя по всему, — хорошее. Способности же у мальчика были явно выдающиеся. В 12 лет он был отдан на учение в Воронежское народное училище, ставшее впоследствии 1-й Воронежской гимназией. Ревизовавший это училище профессор Харьковского университета И. Ф. Тимковский заметил способного мальчика и обратился с письмом к его отцу, убеждая в необходимости дать сыну дальнейшее образование. Уже в 1810 г. Н. С. Турчанинов учится в Харьковской (университетской) гимназии, а в 1811 г. поступает вольнослушателем в Харьковский университет. Отметим, что Турчанинов получил образование на физико-математическом отделении (т. е. естественных наук), которое закончил в 1814 г. со степенью кандидата 18-летним юношей. Отметим также, что И. Ф. Тимковский был родным братом Егора Тимковского, сопровождавшего из Пекина в Иркутск духовную миссию Иакинфа Бичурина, а также Василия Тимковского, писателя и знатока классической литературы, «своим умом и любезностью» услаждавшего скуку А. С. Пушкина в его кишиневской ссылке. Вспомним, что университетские годы Н. С. — это годы Отечественной войны с Наполеоном и великого торжества русских войск в Париже. Таким образом, Турчанинов по рождению принадлежал к поколению людей, помнивших «грозу 1812 г.».

В университете он слушал лекции по ботанике проф. Франца Александровича Делавиня, бывшие обязательными только на медицинском отделении. Делавинь, возглавлявший кафедру естественной истории, обладал большим гербарием, включавшим около 6000 видов (Козо-Полянский, 1915).

Харьковский университет в то время был одним из значительных центров ботаники в России. Много внимания ему уделял Ф. А. Маршалл фон Биберштейн, в то время уже почти закончивший свою знаменитую «Flora taurico-caucasica» и живший в своем недальнем имении в Мерефе. Университетский ботанический сад находился под особым наблюдением попечителя университета, влиятельного петербургского сановника, графа С. К. Потоцкого. Коллекция ботанического кабинета в 1835 г. насчитывала 11 460 видов растений, а общее число гербарных листов составляло 100 тыс. экз. В библиотеке хранились значительная коллекция эстампов, приобретенная известным основателем Харьковского университета В. Н. Каразиным у филолога и историка Ф. П. Аделунга (Багалей и др., 1906 : 75), а также множество редких изданий, в том числе рукописи на языках классической древности.

Латыни (не включенной в программу народного училища) Н. С. выучился у одного из преподавателей, в квартире которого он жил. Тогда же он сдружился со своим ровесником В. М. Черняевым, впоследствии профессором ботаники Харьковского университета. Вместе они посещали окрестности города, собирая травник (как называли тогда гербарий). Покидая Харьков, Турчанинов оставил свою первую ботаническую коллекцию в дар Черняеву.

По окончании университета Н. С. уехал в Петербург, где поступил на службу сначала в Министерство юстиции, а затем в Министерство финансов. Одновременно он знакомился с флорой Петербургской губернии, постоянно бывая в Ботаническом музее АН и в Ботаническом саду, где тогда работали академик К. А. Триниус и Ф. Б. Фишер, а также у профессора ботаники Петербургского университета Г. П. Бонгарда, имевшего значительный гербарий и в то время занимавшегося изучением экзотических, в том числе бразильских, растений.

Первая известная нам работа Турчанинова (1825) — «Список растений, находящихся в окрестностях Санкт-Петербурга». В 1825 г. (в год восстания декабристов) она была опубликована в журнале, издававшемся профессором физики Н. П. Щегловым, автором известной сводки «Хозяйственная ботаника». В ней приводятся сведения о 646 видах, что на 104 вида превышает число растений, упомянутых в известной «Flora petropolitana» Г. Ф. Соболевского (Sobolewsky, 1799).

В 1828 г. Н. С. отправляется на службу в Иркутск. Безусловно, его интересовала природа Восточной Сибири, поэтому 2 года спустя он оставляет на время государственную службу в чине надворного советника и становится «ученым путешественником между Алтаем и Восточным Океаном при Петербургском ботаническом саде», чему, возможно, способствовал директор Санкт-Петербургского ботанического сада Федор Богданович Фишер. Отметим одно обстоятельство. Числившийся на службе Министерства финансов, Турчанинов имеет возможность свободно путешествовать. Так, в 1828 г., едва прибыв на место назначения, он исследует Прибайкалье (в том числе посещает высокогорья Хамар-Дабана и Бохата). В следующем 1829 г. он работает в Бурятии: вдоль Байкала до Верхнеудинска, а затем до Селенгинска и Кяхты, от Кяхты проходит по р. Чикой до устья его притока Урлук, отсюда возвращается в Селенгинск, отправляется по Байкалу до с. Посольского и на Туркинские источники и вновь возвращается на Селенгу, через Малый Хамар-Дабан выходит на Джиду, по Джиде он проходит до перевалов через Хамар-Дабан и спускается вновь к Байкалу, откуда возвращается в Иркутск. Маршрут 1829 г. был сложен и продолжителен. И если служебные обязанности Н. С. позволяли ему в течение всего лета отсутствовать в Иркутске, то можно предположить, что он имел влиятельного покровителя в Петербурге. Не был ли им министр финансов граф Е. Ф. Канкрин, предпринимавший самые разнообразные меры для познания природных ресурсов России, способствующих улучшению ее экономики? Канкрин любил растения и поощрял путешествия с исследовательскими целями, в том числе он способствовал экспедициям Г. С. Карелина, назвавшего в его честь новоописанный род *Cancrinia* Kar. et Kir. К. Ф. Ледебур посвятил Канкрину «Flora Rossica».

Иркутск — столица Восточной Сибири — был в то время далеко не захолустным и провинциальным городом. Через него осуществлялись связи с Китаем: направлялись посольства и миссии, проходили торговые караваны. Отсюда в Цинскую империю вывозили русские товары, а обратно получали шелк, хлопок (вату), рис и, главное, чай. Совсем недавно в Иркутске находился центр Русско-Американской компании (правление которой было переведено в Петербург в 1800 г.). Еще в конце 1820-х годов в Иркутске было немало купеческих фамилий, успешно торговавших с Америкой. Здесь был торжественно открыт памятник Г. И. Шелихову. Полувизантийский, полукитайский, но уже по-европейски перестраивавшийся Иркутск отличался совсем особой общественной жизнью. Она складывалась под влиянием сосланных сюда (без поражения в правах) лиц, подозреваемых в сочувствии движению декабристов. Проезжавший через Иркутск немецкий путешественник А. Эрман нашел здесь немало просвещенных людей: горных инженеров, профессоров, учителей гимназии, гуманитариев и естественников. Среди них он называет Н. С. Турчанинова и С. С. Щукина. Последний был выпускником Педагогического института в Петербурге (будущего университета) и служил учителем, а с 1832 г. директором Иркутской гимназии. Он интересовался ботаникой, что сблизило его с Турчаниновым. Эрман упоминает и о А. Н. Муравьеве, блестяще образованном городничем Иркутска, который некогда был основателем тайного общества «Союз спасения», а после — членом «Союза благоденствия» (предшественника Северного общества декабристов). Должность градоначальника Муравьев занял в 1828 г., после Якутской ссылки. Таким образом, Турчанинов оказался не в медвежьем углу империи, а в кругу образованных и либеральных людей.

В течение 5 лет Турчанинов путешествует и исследует растительный мир и беспозвоночных животных Байкальской Сибири и Даурии. Его маршруты охватили огромную территорию (более 2.5 млн км^2), некоторые были исключительно сложными. Одним из таких было путешествие, совершенное в 1833 г. по воде. Сплавлялись на лодках вниз по течению р. Шилки до ее слияния с р. Аргунь, затем по Амуру до г. Албазина, и обратно — вверх по Амуру до Аргунского острога. Трудными были и маршруты, проходившие по границе с Монголией (эта территория тогда принадлежала Китаю). Здесь Н. С. прошел из Нерчинска на юго-запад до Акши, а затем до Алтан-булага и Кяхты (этот маршрут был повторен по другой дороге в 1832 г.). Н. С. проник в самое сердце Хэнтэя, на р. Мензу; он трижды посещал гольцы массива Сохондо («Чокондо»). Дважды через перевалы в Восточных Саянах пробирался в

Прихубсугулье (на территории Монголии), несколькими разными маршрутами переваливал через Байкальский хр., прошел до истоков всю долину р. Баргузин, а также большую часть долины верхней Ангары. Ботанические результаты были выдающимися: был собран огромный гербарий (около 60 000 листов), живые растения и семена для С.-Петербургского ботанического сада, многочисленные экспонаты для музея.

Выписки из протоколов заседаний Петербургской Академии наук, хранящиеся в картотеке Санкт-Петербургского филиала архива Российской Академии наук (ПФА РАН), свидетельствуют о том, что связь Турчанинова с АН в 1829—1831 гг. была, как никогда потом, тесной благодаря доброжелательности и поддержке академика Карла Антоновича Триниуса, часто докладывавшего ученому собранию о присылаемых из Иркутска коллекциях не только растений, но и насекомых:

> «Турчанинов прислал из Иркутска ящик с растениями. Согласно докладу акад. Триниуса — 150 разных родов и 590 экземпляров, из них 1/10 часть состоит из новых родов, а остальное принадлежит к редкостям мало еще известной страны в окрестностях Байкала. Просит прислать ему разных принадлежностей для ловли насекомых и составления коллекций». (Протокол № 38 от 21 января 1829 г.).
>
> «Акад. Триниус представил купленные им для Турчанинова 2 коробки для насекомых, 4000 булавок и щипчики для насекомых». (Протокол № 62 от 4 февраля 1829 г.).
>
> «Представлен акад. Триниусом каталог 401 вида растений, состоящих из 82 родов, присланных Турчаниновым, с большой похвалой об его коллекциях, которыми он обогатил ботанический музей и которыми обещает снабдить другие кабинеты по естествоведению, как он это уже сделал, прислав энтомологическую коллекцию. По предложению акад. Триниуса ему уплачено 250 руб. и поручено составить для него инструкцию акад. Триниусу, Купферу и впредь предлагать уплачивать по 600 руб.». (Протокол № 264 от 13 мая 1829 г.).
>
> «Турчанинов прислал 2 экземпляра de la Spongia Baicalensis». (Протокол № 354 от 17 июня 1829 г.).
>
> «Турчанинов прислал коллекцию растений из 700 экз. и 131 вида, которые по отзыву акад. Триниуса сохранились в прекрасном состоянии и содержат много интересного и нового. По решению академика Триниуса ему уплачено 140 руб.». (Протокол № 355 от 17 июня 1829 г.).
>
> «По предложению академика Триниуса, Турчанинов за прекрасные и частые посылки растений новых видов в столь хорошем виде и так точно определенных, избран в члены-корреспонденты с определением ежегодного жалования в 600 руб.». (Протокол № 225 от 10 марта 1830 г.).[1]
>
> «Представлен полученный от Турчанинова ящик с насекомыми, собранными в прошлое лето. Постановлено передать его академику Бэру и просить его составить руководящую инструкцию для Турчанинова в отношении животного царства». (Протокол № 239 от 10 марта 1830 г.).
>
> «Турчанинов прислал коллекцию дендрологическую». (Протокол № 258 от 24 марта 1830 г.).
>
> «Академик Бэр дает отзыв о присланной Турчаниновым энтомологической коллекции, 160 Scarabees, из коих часть попорчены, но заслуживающей благодарности. Предлагает вместо инструкции о собирании и приготовлении животных послать ему указанные им немецкие руководства». (Протокол № 323 от 28 апреля 1830 г.).
>
> «Доклад акад. Триниуса о последней посылке ящика, содержащего 161 род растений и множество экземпляров очень хорошо сохранившихся, причем несколько новых и интересных родов». (Протокол № 157 от 6 апреля 1831 г.).
>
> «Акад. Триниус представляет полученную от Турчанинова коллекцию растений из Даурии, Китайской Монголии и Китая и заявляет, что он оценивает причитающийся ему долг за последние посылки в 800 руб.». (Протокол № 396 от 4 июля 1832 г.).
>
> «Прислал ящик с насекомыми из Китайской Монголии и Сев. Китая. По отзыву академика Брандта, эта коллекция содержит редкие роды, образцы коих очень хорошо сохранились». (Протокол № 560 от 17 ноября 1832 г.).
>
> «Получены от него для музея 352 рода растений». (Протокол № 210 от 24 апреля 1835 г.).

Большую часть гербария 1828—1835 гг., содержащего серии дублетных листов, Н. С. передал в С.-Петербург и Москву, в Общество испытателей природы. Многочисленные дублеты рассылались корреспондентам как в России, так и за ее пределами. Многие выдающиеся ботаники мира состояли с Н. С. в переписке. Его постоянными российскими корреспондентами были Х. Стевен, В. Бессер, А. Шренк, Ф. Б. Фишер, К. А. Мейер, Г. С. Карелин, А. А. Бунге, Н. И. Железнов, В. М. Черняев, С. С. Щеглеев; зарубежными — W. Schimper, P. Salzmann, J. Berlandier, C. Reichenbach, W. Hooker, J. Zuccarini, Asa Gray, G. Bentham, C. Martius, E. Boissier и др. Особенно плодотворным был обмен растениями с О. П. де Кандолем, а затем с его сыном А. де Кандолем, включавшими материалы Н. С. в знаменитый «Prodromus».

---

[1] Этот факт не нашел отражения в справочнике «Академия наук СССР. Персональный состав. (1724—1917)». Кн. 1. М., 1974. 480 с.

Рост личного гербария путем обмена с профессионалами, выписка важнейшей литературы позволяли Н. С. квалифицированно работать в Иркутске. Мы знаем, что в гербарии Турчанинова содержатся сборы самых разных коллекторов. В нем имеются образцы, собранные для него равно как и для С.-Петербургского ботанического сада лекарем П. А. Веслополозевым, а также лекарским учеником К. П. Сосниным, смотрителем горного училища в Нерчинске В. Седаковым, почетным гражданином (видимо, купцом) из Нерчинска Басниным, жителями Кяхты А. и Н. Уфтюжаниновыми. Попадаются в нем и образцы, собранные С. С. Щукиным. Несомненно, что кто-то из этих людей сопровождал Н. С. в поездках. Есть основания полагать, что по крайней мере часть растений (если не все!), послуживших основой для создания рисунков (а в дальнейшем — композиций и «букетов» на продажу) декабриста П. И. Борисова, была определена Н. С. Турчаниновым. Во всяком случае, в 1826—1827 гг. братья П. И. и А. И. Борисовы собирали гербарий на Благодатском серебряном руднике на Аргуни. Этого гербария нет ни в С.-Петербурге, ни в Киеве. Следует обратиться к фондам забайкальских краеведческих музеев. Возможно, здесь найдутся какие-либо следы коллекций растений, определенных Н. С. в 1830-е годы.

Чрезвычайно интересно выяснить истинную роль Турчанинова в создании школы русских флористов. Прежде всего он оказал огромную помощь в становлении Г. С. Карелина как ботаника.

> Первое *письмо Турчанинова к Карелину* (из хранящихся в Санкт-Петербургском филиале архива РАН — ПФА РАН) написано в *Иркутске* и помечено *4 января 1830 г.*:
>
> «С неизъяснимым удовольствием прочел я почтительнейшее ваше письмо. Открытие Ботаника, и притом Русского, составляет для меня торжество ни с чем не сравнимое. Край ваш должен быть очень изобилен растениями, что видно из вашего исчисления, как, вероятно, сделанного наскоро, потому что в нем недостает некоторых необходимых семейств: напр. *Carex*. Находясь при Киргизском Хане, вы будете иметь случай проникать далеко в степь и обогащать себя сокровищами природы. Нет ли в ваших степях утесов, как в наших забайкальских степях, или солончаков, то и другое сильно разнообразит флору. ⟨...⟩ Насчет предложения вашего о воспрепятствовании сколько можно иностранцам заниматься нашими растениями, скажу вам, что считаю это теперь не возможным. Мы еще не стали на крепкую ногу, лучшие ученые места заняты иностранцами, в их руках Библиотеки и травники. Я сам нахожусь в сношении с Директором Ботанического Сада в Петербурге Г. Фишером и с другими. Польза оттого, что если ваши растения, перейдя чрез разные руки, совершенно очистились от ошибок и сверх того [Вы] меняете свои растения и получаете другие в пособие. Само собою разумеется, что находимые мною новые растения публикуются под моим именем и с моими собственными описаниями. Если вам будет угодно войти в сношения с Петербургскими Ботаниками, то пишите ко мне и я буду писать об вас». (ПФА РАН. Ф. 157. Оп. 2. Ед. хр. Л. 3, 4, 4 об.).

Между учеными установилась переписка, продолжавшаяся долгие годы. Н. С. определял собранные Карелиным растения, советовал посетить наиболее интересные местообитания, лежащие на пути следования экспедиций.

> *Из письма Турчанинова Карелину (Иркутск, 26 апреля 1836 г.).*
>
> «В вашем владении находится гипсовая гора Арзагар — отечество *Astragali amari*, редчайшего растения, которое после Палласа никто не находил. Вот его признаки из де Кандоля. ⟨...⟩ Надобно бы постараться отыскать эту редкость». (ПФА РАН. Ф. 157. Оп. 2. Ед. хр. Л. 7).

Иногда, вследствие нарушений регулярного обмена коллекциями, происходивших по вине «беззаботливого» (по выражению Н. С.) Карелина, Турчанинов, всегда чрезвычайно сдержанный, проявлял вспышки безудержного возмущения:

> *Турчанинов — Карелину (Иркутск, 21 декабря 1840 г.).*
>
> «Где Вы? Что с Вами? Ждал, ждал и потерял терпение. Не знал бы даже куда писать, если бы не проезд А. О. Россета, который меня уведомил, что Вы в Семипалатинске. Что за причина, которая препятствует прислать мне собранные Вами растения? Или Вы уже успели позабыть о данном Вами торжественном обещании? Не откладывайте, сделайте милость. ⟨...⟩ С последнею почтою я получил письмо от Ледебура, в котором он мне пишет, что Вы взяли из Петербурга

> пакет растений для доставления мне. Что Вы с ним сделали? Я его более года уже ожидаю и мне бы в голову не пришло, что он катался с Вами в Оренбург и Семипалатинск. Не мучьте Вы меня более, пришлите давно ожидаемый пакет и Ваши растения, или хотя бы первый по крайней мере». (ПФА РАН. Ф. 66. Оп. 2. Д. 105. Л. 31 и 31 об.).
>
> *Турчанинов — Карелину (Иркутск, 18 февраля 1841 г.).*
>
> «В последнем письме Вашем вы горько жалуетесь на меня в обвинении Вас в воровстве Ледебуровской коллекции. Не оставляя у себя копий с писем, не помню употребленных мною выражений, но только могу Вас уверить, что такая мысль никогда и не приходила мне в голову». (ПФА РАН. Ф. 66. Оп. 2. Д. 105. Л. 34).

Разъяснив это недоразумение, Н. С. просит простить его «по-христиански» и вновь возвращается к ботанике.

Во время путешествий по Байкалу и Даурии Н. С. воспитал способных учеников. Пока мы можем назвать лишь двоих из них. Еще в 1831 г. Турчанинов послал в Монголию и Китай на встречу с экспедицией А. А. Бунге молодого казака Илью Кузнецова, ранее собиравшего растения в поездках с Турчаниновым. Кузнецов, коллекционировавший вместе с экспедицией Бунге, с нею же возвратился в Иркутск. Отметим, что зимой 1832 г. и Турчанинов, и Бунге обрабатывали монгольские и китайские коллекции. Трудно предполагать, что находясь в одном городе они не встречались. Однако Бунге, тогда еще не знаменитый профессор, а 29-летний врач и путешественник, за плечами которого было 7 трудных полевых сезонов в Алтае, Китае и Монголии, позднее жаловался, что в работу, написанную им в Иркутске и появившуюся в свет лишь в 1836 г., вкрались многочисленные ошибки по скудости имевшихся под рукой научных пособий. Возможно, прочные контакты между учеными, отразившиеся в переписке, продолжавшейся почти до самой смерти Н. С., возникли позднее. Менее обширные сборы И. Кузнецова, быстро обработанные Н. С., содержали 30 новых видов растений, собранных в Монголии и Китае. Их описания были опубликованы в «Бюллетене МОИП» в 1832 г. Позднее Кузнецов собирал растения для Турчанинова в Саянах, затем был послан в Якутию и Охотский край. Он скончался на обратном пути из Охотска в 1835 г. еще совсем молодым человеком, но собранные им растения хранятся и в гербарии Турчанинова в Киеве, и в коллекциях Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН) в Петербурге. В том же году сам Н. С. путешествовал по Прибайкалью с И. П. Кириловым, исключительно одаренным юношей, потомком известного российского географа Ив. Ир. Кирилова (1689—1737). И. П. родился в Ялуторовске, в семье исправника П. И. Кирилова (впоследствии статского советника). Он учился в Тобольске, а затем в Иркутской гимназии у С. С. Щукина. Щукин угадал в нем натуралиста и представил его Н. С., которого Кирилов называл своим первым учителем в ботанике. По свидетельству самого Н. С., они совершили совместное путешествие по Байкалу в 1835 г. После окончания Кириловым гимназического курса, в 1836 г. Н. С. из собственных средств снарядил экспедицию в Саяны, предоставив Кирилову возможность первого самостоятельного исследования. В 1837 г. Н. С. отвез молодого исследователя в Петербург для поступления в Университет, где кафедру ботаники возглавлял Г. П. Бонгард. Видимо, сам Н. С. и познакомил его с Г. С. Карелиным, с которым впоследствии Кирилов совершит знаменитые Джунгарские («Алтайские») путешествия 1840—1842 гг.

Предположительно с осени 1835 г. Н. С. снова вернулся на государственную службу советником Главного Управления при генерал-губернаторе и начальником отделения губернского правления. Эти обязанности отнимали время, прежде целиком принадлежавшее науке, и Н. С. публикует лишь небольшие заметки о новых родах, описанных из Сибири. Он меняет место службы сразу же после визита в Петербург с Кириловым и получает назначение на должность председателя Енисейского губернского правления (гражданского вице-губернатора) в г. Красноярске. Временами Турчанинову доводилось замещать губернатора. Это была еще более высокая и ответственная должность, но, разумеется, хорошо оплачиваемая и, пожалуй, более спокойная. Видимо, и в этом случае без покровительства кого-то из высокопоставленных петербургских сановников дело не обошлось.

Новая должность позволила Турчанинову расширить свои научные занятия. И хотя путешествовал он меньше, но у него появились средства для увеличения личного гербария (в том числе за счет покупки частных собраний), а также для создания собственного ботанического сада. В Красноярске Н. С. прожил более 7 лет. Этот город был на 1000 верст ближе к столицам, но сравниться с Иркутском не мог. Это был небольшой административный центр малонаселенной, хотя и очень обширной Енисейской губернии. Здесь не было ни приграничной торговли, ни корпуса горных инженеров, не было еще даже гимназии. Но и здесь Н. С. не был ни «ученым-одиночкой», ни одиноким человеком, хотя семьи у него никогда не было. Он свел знакомство с Х. Ф. Лессингом, врачом и ботаником, прожившим в Красноярске 15 лет и собравшим хороший гербарий. Кроме того, Н. С. не только сам неоднократно бывал в Петербурге и Москве, но и принимал у себя заезжих путешественников.

> *Турчанинов — Бунге (Красноярск, 27 января 1840 г.).*
>
> «Слышно, что Вы решились ехать в Китай с миссиею 〈...〉 не пропускайте моего дома, он у самой заставы и погостите у меня несколько дней». (ПФА РАН. Ф. 66. Оп. 2. Д. 105. Л. 9).

С А. А. Бунге у него установилась постоянная переписка, и связь эта с годами становилась все более крепкой. Мы публикуем некоторые выдержки из писем Турчанинова к А. А. Бунге.

> *Турчанинов — Бунге (Красноярск, 14 мая 1838 г.).*
>
> «Вы получите теперь все те растения из Ваших „desiderata" с прибавлением некоторых других, которые находятся в моих общих дублетах, за исключением тех, которые описаны в 1-ом и 2-ом томах Де кандолева „Продромуса"». (ПФА РАН. Ф. 66. Оп. 2. Д. 105. Л. 3).
>
> *Турчанинов* сообщает *А. А. Бунге* о полученных им коллекциях (*13 августа 1838*): «2000 видов Шимпера из Абиссинии,[2] слишком 900 видов коллекции Дреге,[3] Зальцмановская коллекция,[4] Берландье,[5] от Гукера[6] во многом Северо-Американские растения, от Цуккарини[7] — греческие». (ПФА РАН. Ф. 66. Оп. 2. Д. 105. Л. 3).
>
> *Турчанинов — Бунге (Красноярск, 3 июня 1839 г.).*
>
> «Много, очень много было для меня нового и любопытного. Ваша *Eversmannia* — прекрасный род!» (ПФА РАН. Ф. 66. Оп. 2. Д. 105. Л. 7).

В том же письме Турчанинов просит прислать *Stapelia* из коллекции живых растений Ботанического сада в Дерпте.

«В огромной коллекции капских растений Drege, недавно мною полученной, нет ни одной *Stapelia*. Что за коллекция! Я думаю по крайней мере 1500 видов! Так что с нею у меня теперь до 16 тысяч видов». (ПФА РАН. Ф. 66. Оп. 2. Д. 105. Л. 8 об.).

> *Турчанинов — Бунге (Красноярск, 8 февраля 1841 г.).*
>
> «Посылаю Вам виды рода *Oxytropis*. 〈...〉 Между тем, примите к сведению, что Вам нужно будет переменить название *Oxytropis foliolosa*, потому, что оно употреблено Гукером для одного северо-американского вида. 〈...〉 *O. polyphylla* у меня нет ни одного образчика. В бытность мою в Петербурге, Фишер из (всего 2) [двух имеющихся экземпляров], взял для просмотра и до сих пор не возвратил. 〈...〉 Я не могу похвалиться большою прибавкою своей коллекции. Большая коллекция [получена] из Испании от Боассье, коллекция Бразильских растений и еще коллекция от Цейтера — большею частию капские растения, но дурно определенные. Это почти все». (ПФА РАН. Ф. 66. Оп. 2. Д. 105. Л. 14 об.).

1843 год был особенно щедрым на новые приобретения. Н. С. сообщает о посылке от Гукера, о письме и растениях, полученных от Буассье, который «собирает и сушит очень хорошо» (Красноярск, 21 сентября 1843 г.). (ПФА РАН. Ф. 66. Оп. 2. Д. 105. Л. 18). Турчанинов получил также «растения от Галеотти,[8]

---

[2] Georg [Heinrich] Wilhelm Schimper (1804—1878) — немецкий путешественник по Алжиру (1831—1832), Абиссинии (1837), Египту и Аравии.

[3] Jean François Drege (1794—1881) — немецкий ботаник и энтомолог, собравший в Южной Африке коллекцию растений, включавшую более 200 тыс. образцов, относящихся к 8 тыс. видов.

[4] Philipp Salzmann (1781—1851) — немецкий ботаник и энтомолог французского (вероятно, лотарингского) происхождения, коллекционировал в Южной Франции, Северной Африке и Испании (1823—1825), в Бразилии (1827—1830).

[5] Jean Lois Berlandier (1805—1851) — бельгийский исследователь Северной Америки и Мексики, путешествовавший вместе с A. de Candolle.

[6] William Jakson Hooker (1785—1865) — английский ботаник, директор Королевского Ботанического сада (1841—1865), автор «Flora boreali-americana».

[7] Joseph Gerhard Zuccarini (1797—1848) — немецкий ботаник, владелец большого личного гербария в Мюнхене.

[8] Henri Guillaume Galeotti (1814—1858) — исследователь Центральной Америки, впоследствии живший в Бельгии.

Бриджеса,[9] бразильские растения Клауссена,[10] яванские, не знаю кем собранные ⟨...⟩ Сколько у меня теперь видов, не знаю, не ведаю, но полагаю, что будет от 23 до 24 тысяч». (ПФА РАН. Ф. 66. Оп. 2. Д. 105. Л. 20).

В Красноярске Н. С. интенсивно обрабатывает свой гербарный материал и публикует описания новых видов и родов растений, начиная с сибирских, а затем и зарубежных. Также он публикует результаты обработки коллекции, собранной в Китае врачом русской миссии в Пекине Порфирием Евдокимовичем Кириловым. В 1838 г. в «Бюллетене МОИП» появляется обширный каталог растений байкальской и даурской флоры, а в 1842 г. начинается публикация основного труда Н. С. «Flora baicalensi-dahurica». За 3 года было опубликовано 7 отдельных разделов этой работы, которые в 1845 г. были изданы уже отдельной книгой. Перевод предисловия к этой книге был опубликован на немецком языке в журнале «Linnaea» (издававшемся в Галле) в 1842 г. С началом этих публикаций известность Н. С. как ученого значительно выросла.

С 1841 г. Н. С. начинает работу по изучению природы и экономики Северной части Енисейской губернии на основании опросных записок. Обобщенные им сведения были опубликованы Академией наук и послужили поводом для организации в 1843 г. знаменитой Таймырской экспедиции Академии наук, в которой приняли участие выдающиеся естествоиспытатели А. Ф. Миддендорф, Ф. Ф. Брандт и др. В 1842 г. Н. С. обработал ботанические коллекции П. А. Чихачева с Восточного Алтая. Список определенных им растений был опубликован в парижском издании путешествия Чихачева в 1845 г. с примечанием, подтверждающим участие Н. С. в этом труде. Эта работа была выполнена им чрезвычайно быстро, всего за несколько дней. И наконец, Н. С. принял самое непосредственное участие в определении растений, собранных Г. С. Карелиным и И. П. Кириловым в джунгарских и алтайских экспедициях 1840—1842 гг.

После полевого сезона 1841 г. у Н. С. в Красноярске работал зимой И. П. Кирилов. Он оставил следующий отзыв о Н. С. в письме к Карелину.

> «Я живу здесь у первого моего учителя ботаники, здешнего вице-губернатора Турчанинова; человек он почтенный, очень умный и ученый, страстный ботаник, но человек холодный, несклонный к короткой дружбе. В беседах с ним нахожу я много пищи для ума, для страсти моей к науке. ⟨...⟩ Он добряк, хотя и эгоист немножко; растениями нашими занимается усердно и часто похваливает». (Липский, 1903 : 597).

Однако Н. С., этот «эгоист немножко», никогда и никоим образом не претендовал на авторство многочисленных выявленных им новых растений из материалов, собранных Карелиным и Кириловым, равно как и многими другими ботаниками.

Конечно, Д. И. Литвинов (1909) был совершенно прав, когда писал, что без помощи Турчанинова такая работа, как подготовка к публикации списков растений, собранных Карелиным и Кириловым, выполнявшаяся каждый раз в течение одной зимы, была бы непосильна даже при несомненной талантливости обоих исследователей. Он прав и в том, что называет «благодетельным» соревнование в открытии новых растений между работавшими по существу на общей территории Карелиным и Кириловым, с одной стороны, и А. И. Шренком — с другой. Ведь и Шренку растения определяла целая группа петербургских ботаников! Пожалуй, Литвинов был неправ, считая Карелина мало подготовленным для такой работы. К тому времени благодаря помощи и консультациям Н. С., Карелин многое знал о растениях и, безусловно, собирал их не вслепую. Об этом свидетельствуют его дневники и письма (хотя в них часто вносились определения растений, сделанные как Н. С., так и Кириловым, который к тому времени закончил курс ботаники в университете). Есть все основания считать Кирилова и уже немолодого Карелина (который состоял в переписке с Н. С. с 1830 г.!) учениками Турчанинова. Судьба и этих учеников Н. С. была трагичной.

---

[9] Thomas Charles Bridges (1807—1865) — английский ботаник.

[10] Peter Clausen [«Claussen»] (?) — датский коллектор, работавший в Бразилии, где его называли Pedro Claudio или Pedro Dinamarquez.

И. П. Кирилов умер осенью 1842 г. при загадочных обстоятельствах (с симптомами отравления) в г. Арзамасе, возвращаясь из экспедиции. При этом пропали письма Карелина и экспедиционные материалы. Н. С. тяжело пережил эту потерю.

> *Турчанинов — Бунге (Красноярск, 21 сентября 1843 г.).*
>
> «Преждевременная смерть Кирилова поразила еще и в том отношении, что я ему думал передать после моей смерти всю мою ботаническую коллекцию, но Богу угодно было что мне пережить этого молодого человека, бывшего почти вдвое моложе меня». (ПФА РАН. Ф. 66. Оп. 2. Д. 105. Л. 20 об.).

Еще тяжелее переживал эту раннюю смерть Карелин, который с трудом возвращался к работе.

> *Турчанинов — Бунге (Красноярск, 8 июня 1843 г.).*
>
> «От Карелина я получил письмо, в котором он обещал мне прислать вновь собранные для меня растения, но растений до сих пор еще не получил. Он очень тяжел на подъем, но когда присылает, то присылает щедрой душою». (ПФА РАН. Ф. 66. Оп. 2. Д. 105. Л. 21 об.).

Г. С. Карелин в начале 1845 г. был уволен из Министерства финансов и фактически выслан из Семипалатинска генерал-губернатором Западной Сибири П. Д. Горчаковым. В конце бурной жизни Г. С. Карелина в Гурьеве в 1872 г. сгорели все его рукописи и все личные коллекции. К счастью, большая часть многолетних его сборов и большинство типов сохранились в Московском университете. Личный его гербарий был передан в Петербургский университет А. Н. Бекетовым. После пожара Г. С. был парализован — у него постепенно отнялись обе ноги.

Нам пока мало известно о причинах, которые заставили Турчанинова уйти в отставку, а вслед за этим и переменить место жительства.

> *Турчанинов — Бунге (Красноярск, 26 мая 1844 г.).*
>
> «Я продал дом и в Новом году собираюсь уехать из Сибири, чтобы поселиться где-нибудь на юге, возможно в Таганроге. Может быть в течение зимы буду в Петербурге и в таком случае заверну и к вам в Дерпт». (ПФА РАН. Ф. 66. Оп. 2. Д. 105. Л. 23).
>
> *Турчанинов — Бунге (Красноярск, 3 ноября 1844 г.).*
>
> «Еще в июне я подал просьбу об увольнении меня от должности,[11] но до сих пор по случаю отставки губернатора[12] признают необходимым, чтобы я до нового назначения оставался в Красноярске для исправлении должности губернатора. 〈...〉 Недавно меня уведомили, что сенатор, ревизующий Восточную Сибирь,[13] наконец, согласен представить рапорт о моей отставке. Между тем, один мой хороший приятель[14] противу моей воли хлопочет в Петербурге об утверждении меня в губернаторском звании. 〈...〉 Если петербургские затеи сбудутся, то для меня ожидается впереди горький год, без ботанических занятий». (ПФА РАН. Ф. 66. Оп. 2. Д. 105. Л. 24 об.).

По-видимому, причина неожиданного выхода в отставку состояла не только в том, что Н. С. предполагал всецело посвятить свое время науке. Отметим, что 1 мая 1844 г. по состоянию здоровья был уволен от должности министр финансов Е. Ф. Канкрин. Спустя месяц (с такой скоростью доставлялась почта в Красноярск) Н. С. подал в отставку. Назначенная ему пенсия (400 руб. серебром в год) представляется явно заниженной. Удивляет и то, что отставка произошла почти накануне его 50-летия. После 30-летней службы он мог рассчитывать на повышение в чине или награду. Однако его заслуги были оставлены без внимания. Неясно также и то, почему, выйдя в отставку, Н. С. обосновался не в Москве и даже не в Харькове или каком-либо другом университетском городе, что было бы целесообразно для успешного определения коллекций, а выбрал для жительства портовый город Таганрог. Может быть, он стремился к самому радикальному изменению своей жизни и задумал путешествие в Бразилию? Рассчитывал ли он на собственные средства или надеялся на поддержку государственных органов или научных обществ? Во всяком случае, нам неизвестно, предпринимались ли попытки заинтересовать этой идеей какие-либо учреждения.

---

[11] Н. С. Турчанинов в 1844 г. имел чин статского советника и занимал должность председателя губернского правления Енисейской губернии. Он был кавалером орденов Св. Владимира 4-й ст. и Св. Анны 3-й ст.

[12] Должность гражданского губернатора занимал В. И. Копылов.

[13] И. Н. Толстой.

[14] Неустановленное лицо.

Между тем, публикация «Байкало-Даурской флоры» продолжалась. Началась работа по описанию новых родов растений по зарубежным гербарным коллекциям. Как ясно из писем, Н. С. покупал их именно как собрания неопределенных и неописанных растений. Несчастный случай сорвал все планы Н. С. Упав с гербарной лестницы, он сломал ногу (возможно в том же 1845 г.). Лечение было неудачным, поэтому до конца своих дней Н. С. мог передвигаться только на костылях.

Началась переписка с давним его другом В. М. Черняевым (профессором и заведующим ботаническим кабинетом Харьковского университета), который заботливо приглашал Н. С. поселиться в Харькове, где находилась его alma mater и где у Турчанинова были родственники.

В. М. Черняев убедил Н. С. передать его богатейший гербарий Харьковскому университету. Б. М. Козо-Полянский полагает, что Турчанинов руководствовался следующими соображениями: желанием спокойно заниматься приведением в порядок гербария и его научной обработкой; отсутствием собственных средств на размещение и содержание огромной коллекции, а также на ее пополнение за счет новых приобретений; опасением за судьбу гербария после своей смерти. Все эти причины представляются вполне резонными. Вполне вероятно, что Турчанинов, передавая в дар университету единственную и бесценную для него собственность, желал тем самым способствовать славе воспитавшего его университета, а для себя — оставить добрую память в потомстве. При этом, следуя всепоглощающей страсти коллекционера, он надеялся увеличивать гербарий не только на свои скромные средства, но и с помощью значительно превосходящих возможностей университета. В. М. Черняев поддерживал его в этом решении, обещая помощь и содействие. Передав университету кроме гербария и личную библиотеку, Н. С. просил взамен лишь небольшое пособие, предназначавшееся им для пополнения гербария. Совет университета принял дар Н. С. При этом было обещано выполнять поставленное условие — выплачивать ему ежегодное пособие в сумме 500 руб., также было представлено, по-видимому в ответ на ходатайство В. М. Черняева, небольшое помещение для жилья, расположенное (с учетом инвалидности Н. С.) вблизи университета. Турчанинов был избран почетным членом Харьковского университета.

Однако свои обязательства перед Турчаниновым университет не выполнил. Пособие было уменьшено до 300 руб. и выплачивать его начали только в 1853 г., т. е. 6 лет спустя после передачи гербария и библиотеки в собственность университета; когда же Н. С. стал настаивать на выплате пособия в сумме 500 руб. (в соответствии с договором), то Совет университета большинством голосов отклонил его просьбу. Вскоре Н. С. лишился и предоставленной ему квартиры.

Тем не менее Н. С. продолжал работать во благо университета и во славу России, покупая все новые коллекции на свои скромные сбережения. Он очень нуждался в деньгах, потеряв все свое состояние во время Крымской войны (по свидетельству Е. Линдеманна), а по словам же Н. Д. Борисяка, он был обманут бессовестными людьми, не вернувшими деньги, взятые у него в долг. Мы не имеем достаточных оснований предполагать, кто были эти люди, но несколько строк из письма Н. С. позволяют представить его отношение к ним. Речь идет о прежде упоминавшемся Порфирии Евдокимовиче Кирилове, медике и исследователе Китая.

> *Турчанинов — Бунге (Харьков, 12 февраля 1852 г.).*
>
> «Порча Кирилова началась еще в Дерпте, а может быть еще до отъезда его в Дерпт, хотя он как студент очень ловко скрывал свое поведение. В Москве он потерял в бане, как он говорил, все свои деньги. В бытность свою адъюнктом он обнаружил в одно и то же время самое ужасное безбожие и самое гнусное лицемерие. Совершенное нежелание платить свои долги, хотя получал более 1000 рублей серебром, имея к тому средства. Студентам проповедовал пренебрежение к описательной части Ботаники, потом — Шлейдена, которого он принял за образец». (ПФА РАН. Ф. 66. Оп. 2. Д. 105. Л. 29).

Отметим, что Н. С. являлся одним из последних представителей классической линнеевской систематики и не мог простить пренебрежения ее традициями, которым бравировал М. Я. Шлейден, бросивший еретическую фразу о «глубокой безыдейности линнеевской школы». (Очерки..., 1947 : 120).

В такой своеобразной обстановке работал в течение последних 16 лет жизни наш великий систематик. Работал он с утра и до позднего вечера, «едва употребляя 2 часа в продолжение дня на отдохновение» (Борисяк, 1866). Развлечением его были только беседы с немногими посещавшими его ботаниками, реже навещал он семейство своего друга В. М. Черняева и племянницу. Сделать же ему удалось немало.

В 1856 г. была закончена публикация в «Бюллетене МОИП» монументальной «Flora baicalensi-dahurica» (см. рисунок); одновременно был издан 2-й том отдельного издания этой книги (в двух выпусках). В 1857 г. был опубликован выпуск дополнений к этой флоре. Кроме того, с 1847-го по 1863 г. вышли в свет 6 выпусков с описанием новых родов (преимущественно тропических растений), а также 7 работ, посвященных описанию новых таксонов отдельных семейств растений (*Asclepiadaceae*, *Compositae*, *Myrtaceae*, *Leguminosae*, *Gentianaceae*, *Verbenaceae*, *Myoporaceae*), а также заметка о роде *Clethra*. Наконец, Н. С. опубликовал 1-ю часть каталога растений своего гербария и дополнения к ней, а также 3 выпуска специальных систематических заметок к 1-й и 2-й (не вышедшим в свет) частям каталога растений, где содержалось описание еще многих новых растений мировой флоры (в том числе новых родов *Dilleniaceae*, *Buttneriaceae*, *Scrophulariaceae* и др.).

В последние годы жизни Н. С. «пестовал» талантливого ботаника С. С. Щеглеева, выпускника Московского университета. Щеглеев защитил в 1854 г. свою магистерскую диссертацию «Дополнение к Алтайской флоре», написанную по материалам коллекций Г. С. Карелина и И. П. Кирилова, несомненно используя указания первого. Известно из опубликованных писем, что Карелин, приезжая в Москву в 50-е годы, останавливался в доме Щеглеевых. Через 4 года, в 1858 г. Щеглеев защитил докторскую диссертацию «Обозрение семейства *Epacridaceae*», на основе гербария Турчанинова. В том же году в возрасте 38 лет Щеглеев умирает. Рушится еще одна надежда Н. С.

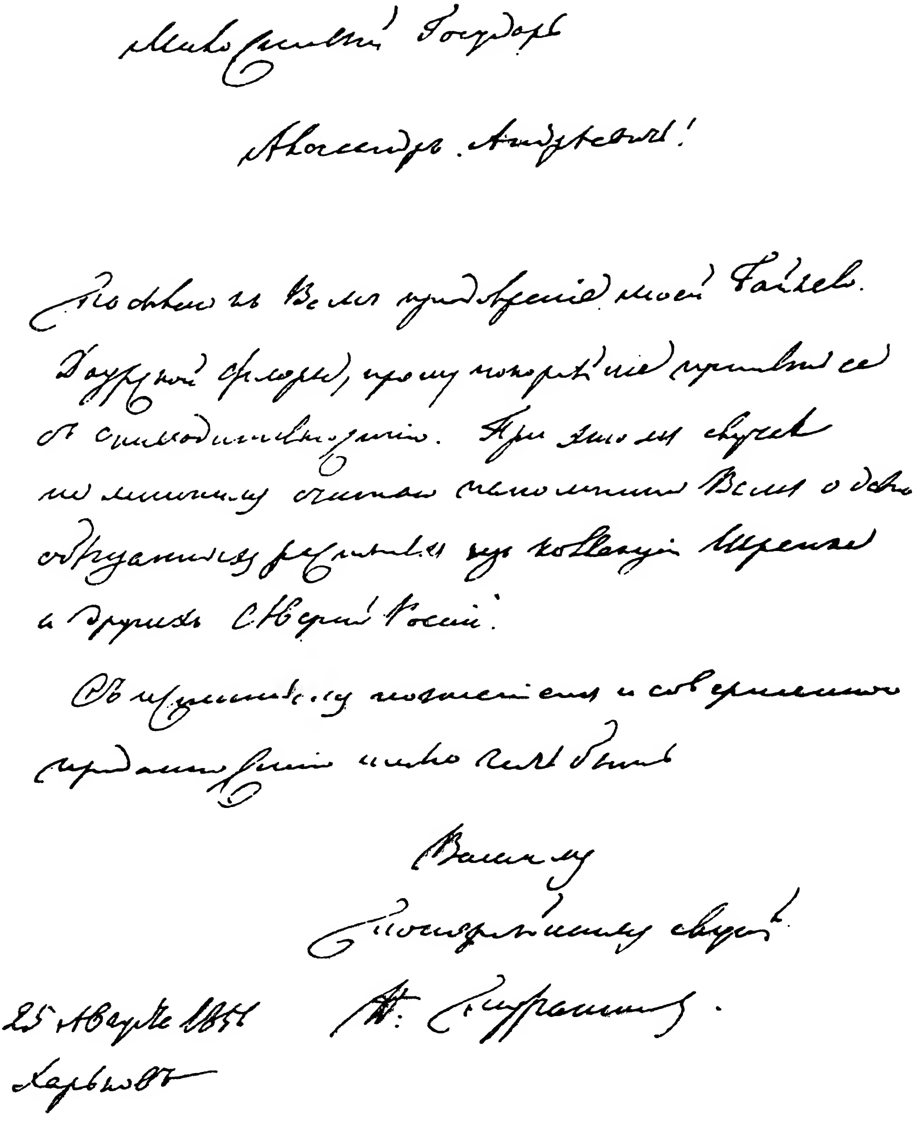
В 1857 г. Турчанинов удостоился присуждения полной Демидовской премии за свою «Байкало-Даурскую флору». Эта почетная и заслуженная награда была дана ему по ходатайству академиков Ф. И. Рупрехта и Н. И. Железнова. Однако полученные деньги не слишком улучшили материальное положение Н. С.; как нетрудно догадаться, он тратит их на очередное приобретение — значительную часть гербария Роберта Брауна (в том числе «пачки неопределенных растений»). В эти же годы на университетское пособие Н. С. купил у J. Hooker гербарий, дополняющий его коллекцию растений Восточной Индии.

В 1860 г. Турчанинова посетил в Харькове профессор Санкт-Петербургского университета А. Н. Бекетов. Он оставил воспоминание об этой встрече, написав о трудах и днях заслуженного ученого, живущего в нужде. Это пронзительное свидетельство — сочувственно-душевное и одновременно взывающее о помощи. Как и следовало ожидать, призыв к состраданию так и остался «гласом, вопиющим в пустыне».

Турчанинов черпал силы и утешение, занимаясь любимой гербарной работой.

> *Турчанинов — Бунге (Харьков, 17 февраля 1862 г.).*
>
> «Препровождаю к Вам по желанию Вашему список видов астрагалов нашего Гербария. Из него Вы увидите, что у меня только 495 видов, тогда как у Вас до 600, следовательно не в астрагалах наш гербарий богаче Вашего. Американских у меня вообще немного, может быть некоторые я могу сообщить Вам из тех, которые Вы отметите». (ПФА РАН. Ф. 66. Оп. 2. Д. 105. Л. 37).
>
> *Турчанинов — Бунге (Харьков, 5 июня 1862 г.)*, поздравляя его с переизбранием в профессорском звании.
>
> «Вы должны быть и физически довольно крепки. Впрочем, Вы гораздо моложе меня, а и я еще не могу пожаловаться на одряхление. И безрассудно было бы со стороны Университета лишиться такого трудолюбивого и знаменитого профессора». (ПФА РАН. Ф. 66. Оп. 2. Д. 105. Л. 40).

Лишь за неделю до смерти Н. С. решился написать министру народного просвещения письмо с просьбой о помощи.



Автограф письма Н. С. Турчанинова к А. А. Бунге. 25 августа 1856 г. (ПФА РАН Ф. 66. Оп. 2. Д. 105. Л. 32).

«Милостивый Государь Александръ Андреевичъ!

Посылаю къ Вамъ продолженіе моей Байкало-Даурской флоры, прошу покорнейше принять ее съ снисходительностью. При этомъ случае не лишнимъ считаю напоминание Вамъ о давно обещанныхъ растенияхъ изъ коллекціи Шренка и другихъ Сѣверной Россіи.

Съ истиннымъ почтениемъ и совершенною преданностію имею честь быть

Вашим Покорнейшимъ слугой

25 Августа 1856 Харьковъ»

Н: Турчаниновъ.

Н. С. умирал тяжело, как пишет Н. Д. Борисяк, — от гангрены, по другим источникам — от апоплексического удара. Перед смертью он попросил — уже безмолвно, «угасающим взором» — дать ему в руки его «Флору». Он умер 7 января 1864 г., на 68-м году жизни. Могила его затерялась.

Н. С. Турчанинов остался в науке, прежде всего, как ботаник-систематик. Он, самоучка и самородок, обладая острым от природы глазом систематика, развил свой дар постоянным трудом. Он умел в относительно небольших сериях материала улавливать тонкие отличия. Ему был свойствен и дар образного видения. Он прекрасно ориентировался в несовершенной в то время естественной системе, зная ее главным образом по трудам Augustin de Candolle (отца) и мог блестяще находить в ней положение растений самых разнообразных систематических групп, из каких бы экзотических групп, из каких бы экзотических мест они к нему не попадали. Он описал много новых видов и родов. То, что некоторые из данных им названий были позднее признаны синонимами, легко объяснимо — бóльшая часть мировой литературы оставалась для него недоступной.

Он остался в ботанике и как замечательный флорист, автор одной из классических флор XIX в., не утратившей своей ценности до нашего времени и к тому же вдохновившей на деятельность многих отечественных ботаников. Турчанинов был лучшим знатоком флоры Азии среди своих современников. Поразительны по чувству меры, тонкости анализа и образности описания растений в «Байкало-Даурской флоре». В предисловии к ней, а также в некоторых фрагментах текста дана замечательная для своего времени ботанико-географическая характеристика флоры Центральной Сибири, включающая анализ эндемизма ряда естественных регионов. Она вполне оригинальна и предшествует по времени написания таким важным трудам как классическая «Geographie botanice raisonée» де Кандоля-сына или важнейшие ботанико-географические работы J. Hooker-младшего.

Наконец, Турчанинов-собиратель создал, возможно, самое крупное и ценное (из индивидуально собиравшихся) собрание сухих растений. Этот величественный памятник деятельности Турчанинова ныне является сокровищем Гербария Института ботаники Национальной Академии наук Украины в Киеве. Замечательное наследство, полученное Украиной от Российской империи и Советского Союза, представляет собой величайшую ценность для мировой науки. Собственные гербарные сборы Турчанинова хранятся главным образом в Санкт-Петербурге, откуда многочисленные дублеты попали во многие крупные гербарии. Есть они и в Киеве, но главную ценность составляет общий гербарий, который Н. С. собирал всю жизнь. Он известен как «Турчаниновский гербарий» и хранится, как особая коллекция.

Судьба этой коллекции не проста. Далеко не все ботаники осознают ее истинную ценность. То обстоятельство, что гербарий долгие годы находился в Харькове, не способствовало ни его изучению, ни обработке. Это признавали ботаники еще в конце прошлого века. Н. С. Турчанинов сам начал каталогизацию своего гербария, но успел написать только 2 части из задуманных 14. Каталогизация была продолжена после его смерти, но конечно шла уже не так успешно и осталась незаконченной. Гербарий при Турчанинове находился в больших связках. Листы крупного формата заключали образцы, относящиеся, по мнению Турчанинова, к одному виду. Такие листы нередко содержали десятки экземпляров растений. Каждый образец имел одну этикетку (или более) и отделялся от другого листами тонкой бумаги. Так как растения при Турчанинове находились в листах не монтированными, то в некоторых случаях произошла известная путаница образцов и этикеток. Все это было следствием неаккуратной и некомпетентной работы с гербарием.

Особенно пострадала коллекция во время Великой Отечественной войны. Во время оккупации Украины большая часть харьковского гербария была вывезена в Германию. После победы гербарий вернулся в Киев. Условия хранения коллекции не соответствовали ее ценности. Часть коллекции, оставшаяся в Харькове, по словам М. В. Клокова, также хранилась в совершенно неподходящем месте. Н. Н. Цвелев и Р. В. Камелин в конце 1960-х годов видели в гербарии Харьковского университета несколько пачек сравнительно неплохо сохранившихся образцов. Хранящийся в Киеве гербарий ныне смонтирован и учтен, однако истинные размеры утраченного остались неизвестными. Обеспечить коллекции Турчанинова условия хранения, соответствующие ее ценности, — святой долг киевских ботаников.

Ценность же этого гербария чрезвычайно высока. В настоящее время известно, что он содержит 150 000 листов. В нем представлено не менее 50 000 видов мировой флоры (хотя часть их теперь сведена в синонимы). Имеется множество типовых образцов. Данные о них приведены в статье Т. Я. Мякушко с соавт. (1979). Однако там учтены лишь типы видов, описанные самим Н. С., что, возможно, составляет меньшую часть всех имеющихся в гербарии Турчанинова автентиков. В гербарии имеется полный набор типовых образцов растений, впервые описанных в «Байкало-Даурской флоре». Это изотипы, поскольку основная коллекция типов Турчанинова находится в Петербурге. Есть здесь типы и других видов, описанных из Сибири по сборам разных коллекторов (это в основном голотипы). Вообще в гербарии Турчанинова содержится много дублетов сборов российских коллекторов, в том числе и типовые образцы (Ф. А. Маршалл-Биберштейн, В. Бессер, К. А. Мейер, Х. Х. Стевен, А. А. Бунге, Г. С. Карелин, И. П. Кирилов, Г. Бонгард, А. Шренк, многочисленные коллекторы, собиравшие растения для Ф. Б. Фишера — А. Беккер, К. Клаус и др.). В этой части коллекции особенно важны изотипы видов, описанных по сборам самого Турчанинова, а также Ледебура, Бунге и других ботаников, принимавших участие в создании «Flora Rossica»; Альфонса де Кандоля, реже де Кандоля-отца и др. Разумеется, здесь имеются голотипы всех видов, описанных по гербарию Турчанинова украинскими ботаниками. Однако следует обратить особое внимание на то, что в гербарии представлена часть «Туркменской коллекции» Г. С. Карелина (ее основная часть находится в Санкт-Петербурге), немало изотипов Х. Стевена, есть значительная часть дублетов классического гербария Э. Леманна из Бухарской экспедиции.

Турчаниновская коллекция мировой флоры содержит многие уникальные материалы. В частности, Н. С. купил общий гербарий J. Schultes (18 000 листов), содержащий сборы многих коллекторов, прежде всего из Европы (M. Tenore, V. Cesati, A. Bertoloni, J.-M. Dufour и др.), а также из других регионов. Как было показано выше, Н. С. был обладателем части основного гербария R. Brown. Вообще, растения Европы здесь представлены многими ценными коллекциями (E. Boissier, H. Willkomm, P. del Campo — Испания; Th. Heldreich, Th. Orphanides — Греция; Huet du Pavillon, G. Clementi — Франция и Италия и т. д.). В гербарии Турчанинова много сборов разных коллекторов из Азии. Очень ценными являются материалы по Западной Азии (большая подборка растений, собранных и определенных E. Boissier большая подборка сборов C. Kotschy, B. Balansa, Huet du Pavillon, F. Noë и др.). Немало растений с определениями де Кандолей (отца и сына). Особенно ценны материалы по Индии. Это полная коллекция J. Hooker (сына) и Th. Thomson, дублеты G. Bentham, часть коллекций N. Wallich из гербария Шультеса и гербария Р. Брауна, коллекция Fr. Metz (более 1000 листов) и сборы G. Perrottet; попадаются в гербарии и образцы J. Royle, G. Jackman и многих других коллекторов. Остальные части Южной Азии представлены беднее. Довольно много материалов из Австралии (в гербарии R. Brown, в коллекции Друммонда, а также классические дублеты F. Mullera). Слабее всего представлена Африка, особенно северная, но некоторые классические коллекции отсюда тоже имеются (J.-L. Kralik — Алжир; G. Schimper и Richter — Эфиопия; C. Zeyher, J. Drege — юг Африки). Очень много материала из Северной Америки. Это и дублеты W. Hooker (старший), Asa Gray, сборы Bentham, Schultz-«Bipontinus». Но особенно важно, что в гербарии Турчанинова есть целый ряд сборов пионеров региональной американской флористики (Heijer — из Луизианы, Boclay — из Алабамы, Vincent — из Техаса, Chapman — из Флориды и др.).

Не случайно Н. С. Турчанинов стремился в Южную Америку. В его гербарии немало ценнейших материалов по Центральной и Южной Америке (дублеты из гербариев C. Martius, J. Riedel, G. Bentham, C. Schultz-«Bipontinus», R. Spruce — из Бразилии и Аргентины; W. Lechler, R. Hohenacker и R. Philippi — по Андам; коллекции Jackson — по Эквадору; H. Karsten — по Колумбии; L. Schlimm и H. Funck — по Карибскому архипелагу и Венесуэле; Schlimm и J. Linden — по

Венесуэле и др.). Беднее прочих представлены в гербарии Турчанинова — Мексика, страны Центральной Америки, Аргентина и Парагвай.

Несмотря на то что непосредственные ученики Турчанинова умирали молодыми и многого не успели сделать, Турчанинов как человек и как ученый оставил глубокий след в русской науке. Его труды вдохновляли многих наших создателей флор — от П. Н. Крылова до М. Г. Попова и его учеников Л. И. Малышева и Г. И. Пешковой. А. Н. Бекетов, В. И. Липский, Д. И. Литвинов, Б. М. Козо-Полянский, С. Ю. Липшиц, М. Г. Попов с любовью и почтением писали о нем и его жизни. Б. А. Федченко в последние годы жизни стал заниматься тропическими растениями вслед за Турчаниновым и посвятил исследования нескольким его загадочным родам. Вполне современными остаются и труды самого Н. С. — ни первоописания, ни флоры не стареют. К ним будет обращаться еще не одно поколение ботаников. Турчаниновский гербарий, конечно, будет полностью освоен и доступен для всех ботаников мира.

Но то, что мы до сих пор мало знаем о жизни Н. С. Турчанинова и то, что историки науки, интересуясь подчас даже третьестепенными (хотя и, разумеется, интересными, как и любая личность) деятелями ботаники, до сих пор не подступались к такому корифею русской систематики и столь загадочной в своей жизни личности, как Н. С. Турчанинов, явно несправедливо. Н. С. занимал важный государственный пост, его деятельность, конечно, отразилась во многих документах. Многие его письма утрачены, но многие, написанные к видным ботаникам прошлого века, сохранились в архивах. Он был членом многих научных обществ, в том числе зарубежных (но мы даже не знаем скольких). Начиная писать этот очерк, мы вновь столкнулись с зияющими пробелами в наших знаниях о Турчанинове. Немудрено, что нет и полной биографии Н. С. Турчанинова! Ее и невозможно создать без специальных исследований.

Мы надеемся, что научная биография Н. С. Турчанинова будет когда-нибудь написана, а потомки оценят благородство и беззаветную преданность науке замечательного русского ученого.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Багалей Д. И., Сумцов Н., Бузескул В. П. Краткий очерк истории Харьковского университета. Харьков, 1906. 372 с.

Бекетов А. Н. Николай Степанович Турчанинов. Отрывок из Харьковских воспоминаний // Вестн. естеств. наук. 1860. Т. 2. Вып. 34—35. С. 1082—1108.

Борисяк Н. Д. Несколько слов о Н. С. Турчанинове // Извлечение из Отчета о состоянии и деятельности Императорского Харьковского университета за 1865 г. Харьков, 1866. С. 10—19.

Козо-Полянский Б. М. Памяти Н. С. Турчанинова // Вестн. русск. флоры. 1915. Т. 1. Вып. 2. С. 91—106.

Липский В. И. История ботанических исследований Средней Азии // Флора Средней Азии. СПб., 1903. Ч. 2. С. 246—337.

Липшиц С. Ю. Жизнь и творчество замечательного русского ботаника-систематика Н. С. Турчанинова (1796—1863) // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 5. С. 752—766.

Литвинов Д. И. Библиография флоры Сибири // Тр. Бот. музея АН. 1909. Вып. 5. С. 1—458.

Мякушко Т. Я., Глаголева Н. Г., Мельник С. К. Гербарна колекція типових зразків нових видів М. С. Турчанинова. // Укр. бот. журн. 1979. Т. 36. № 1. С. 85—90.

Очерки по истории русской ботаники. М., 1947. 320 с.

Турчанинов Н. С. Список растений, находящихся в окрестностях С.-Петербурга // Указ. открытий по физике, химии, естеств. истории и технологии, изд. Н. Щегловым. СПб., 1825. Т. 2. Ч. 2. № 4. С. 517—531; № 5. С. 679—698; № 6. С. 862—876.

Sobolewsky G. Flora petropolitana. Petropoli, 1799. 352 p.

© *Р. В. Камелин, А. К. Сытин*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 23 XII 1996

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47 + 57) : 581.8

МАРИЯ ИОНОВНА САВЧЕНКО
(к 90-летию со дня рождения)

M. F. DANILOVA, O. V. YAKOVLEVA. MARIA IONOVNA SAVCHENKO (ON THE OCCASION OF HER 90TH BIRTHDAY)

В сентябре 1997 года исполнилось 90 лет со дня рождения видного анатома и морфолога, кандидата биологических наук Марии Ионовны Савченко — старейшего члена Всесоюзного (Русского) ботанического общества.

М. И. родилась 28 сентября 1907 г. в г. Ичня Черниговской обл. в многодетной семье. Мать Мелания Петровна и отец Ион Демьянович Киричок были крестьянами-бедняками. В период советской власти они работали в колхозе и всю жизнь прожили в г. Ичне.

В 1918 г. М. И. поступила в среднюю школу в родном городе и закончила ее в 1924 г. С 1924-го по 1926 г. она училась в сельскохозяйственной профшколе; здесь же вступила в комсомол. В дальнейшем М. И. поступила в Черниговский педагогический институт на кафедру ботаники, который успешно закончила в 1930 г. В этот же год М. И. была мобилизована Черниговским горкомом ВЛКСМ как комсомолка-педагог в с. Сербы Черниевецкого р-на Винницкой обл. Работая учителем в средней школе колхозной молодежи, она одновременно училась на курсах по подготовке преподавателей для высших учебных заведений в г. Киеве. Оценив проявленные М. И. способности к педагогической и научно-исследовательской работе, Черниговский пединститут направил ее в 1932 г. в аспирантуру Всесоюзного института растениеводства (ВИР) в г. Ленинград. Во время сдачи вступительных экзаменов на нее обратил внимание проф. В. Г. Александров, и М. И. стала первой аспиранткой недавно созданной лаборатории анатомии растений ВИР. Первой темой ее исследований было выяснение особенностей строения корней валерианы в связи с образованием в них эфирных масел. В лаборатории в это время проводились обширные и разнообразные исследования по анатомии полезных растений (текстильных, бобовых, опийных, эфироносов, каучуконосов, хлебных злаков, картофеля и др.). Решая вопросы частной анатомии, В. Г. Александров со своими учениками уделял особое внимание разработке новых методов применительно к задачам селекции и растениеводства. Директор ВИР Н. И. Вавилов, имя которого носит институт в настоящее время, создал все условия сотрудникам лаборатории анатомии растений для проведения систематического комплексного изучения отдельных групп сельскохозяйственных растений. Выбранная М. И. специальность — анатомия растений —

давала ей в полной мере реализовать свой талант исследователя, прекрасно чувствующего структуру тканей и владеющего техникой ее изображения. После окончания аспирантуры (1935 г.) М. И. была оставлена младшим научным сотрудником в лаборатории анатомии растений ВИР. В круг ее научных интересов входило изучение пряных, эфироносных и каучуконосных растений. Целью исследований было выявление структурных анатомических признаков, имеющих важное значение для селекции и растениеводства. Конечным результатом этих исследований явилась кандидатская диссертация «Анатомия кок-сагыза и его каучуконосность в зависимости от условий выращивания». После защиты диссертации в 1937 г. М. И. присуждается ВАКом звание старшего научного сотрудника и ученая степень кандидата биологических наук. Уже в должности старшего научного сотрудника М. И. продолжает работать в ВИР до июля 1941 г.

Заканчивая работу по анатомии кок-сагыза, она вместе с сотрудниками лаборатории присоединяется к работе по изучению хлебных злаков. Основное внимание было направлено на изучение формирования структур зерновки злаков. Разрабатывались анатомические характеристики разных сортов для качественной оценки пивоваренных, мукомольных и хлебопекарных свойств, природы стекловидности и мучнистости зерна, а также динамики накопления запасных веществ в эндосперме.

Во время Великой Отечественной войны в 1941 г. М. И. была эвакуирована в г. Ташкент, в Среднеазиатское отделение ВИР. С 1942 г. она работает в Среднеазиатском научно-исследовательском институте шелководства (САНИИШ) сначала агрономом, а затем старшим научным сотрудником в отделе тутоводства. Темой ее новой работы стало выяснение причин поражения тутовых плантаций червецом Комстока. Ущерб, наносимый им кормовым плантациям шелковицы, в годы войны был настолько велик, что вызвал настоятельную необходимость привлечения сотрудников всех специальностей к разработке мер борьбы с этим вредителем. Полученные М. И. данные о структурных изменениях вегетативных органов шелковицы при поражении червецом были изложены в отчетах САНИИШ и использованы для усовершенствования мероприятий по борьбе с этим вредителем.

В 1945 г. М. И. возвращается в г. Ленинград и переходит на работу в Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), куда уже ранее перевелся ее научный руководитель проф. В. Г. Александров. Здесь М. И. работает в лаборатории анатомии, в 1949 г. реорганизованной в Отдел эволюционной морфологии. Создал и возглавил этот отдел В. Г. Александров. За время работы в БИН М. И. опубликовала около 40 научных работ.

В БИН М. И. работала главным образом по вопросам морфологии и анатомии репродуктивных органов растений. В качестве объектов ее исследований были многочисленные представители семейств сложноцветных, тыквенных, крыжовниковых, ароидных, розоцветных и др. Во многих своих работах на основе подробной анатомической характеристики цветков и плодов М. И. обсуждает спорные теоретические проблемы собственно морфологии: природы плодолистиков, семяпочки, ариллусов, нижней завязи, покрывала соцветия ароидных и др.

Данные сравнительно-анатомических и морфологических исследований семяпочек различных групп растений составили содержание монографии М. И. Савченко «Морфология семяпочки покрытосеменных растений» (1973). К сожалению, осталась незавершенной и неопубликованной другая ее сводная работа «Морфология гинецея покрытосеменных растений», содержащая богатейший материал оригинальных исследований.

Работы М. И. в области физиологической анатомии затрагивают вопросы приспособления растений к условиям существования, а также вопросы роли регуляторов роста в жизнедеятельности растительного организма. Круг ее научных интересов был очень широк. Она занималась изучением биологии зеленых пластид и их структурных особенностей, накопления и роли кристаллов оксалата кальция в растительной клетке, анатомией однолетних побегов диких и культурных плодовых и выявлением причин несовместимости подвоя и привоя при прививках, а также причин снижения содержания каучука в корнях некоторых каучуконосных растений. Активно занимаясь исследовательской работой, М. И. в то же время уделяла большое внимание подготовке молодых научных кадров. Педагогический талант М. И. позволил вырастить анатомов и морфологов для многих республик Советского Союза. Под ее руководством выполнено свыше 10 кандидатских работ, которые были успешно защищены. Среди ее учеников некоторые стали членами республиканских академий, директорами институтов, ведущими сотрудниками в области анатомии в бывших союзных республиках СССР. М. И. была научным консультантом, оппонентом, рецензентом многих диссертаций и научных работ.

Выйдя на пенсию в 1970 г., М. И. до сих пор не бросила научную и педагогическую работу. Ее не забывают ученики, отдавая ей дань уважения и признательности.

Пожелаем М. И. доброго здоровья, бодрости духа и сохранения, присущей ей, жизнерадостности.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ М. И. САВЧЕНКО

1937. Анатомия кок-сагыза в связи с его каучуконосностью: Дис. ... канд. биол. наук. Библиотека ВИР. Л. 125 с.

1938. Анатомические особенности различных форм *Valeriana officinale* L. в связи с различной эфироносностью их // Сов. бот. Т. 6. № 4—5. С. 156—166.

Материалы к анатомии осыпающихся и неосыпающихся форм тмина (*Carum carvi* L.) // Бот. журн. Т. 23. № 5—6. С. 397—402.

О строении покровов и эндосперма зерновки ржи // Сборник работ, посвященных памяти академика В. Н. Любименко. Киев: Изд-во АН УССР. С. 387—398. (Совместно с В. Г. Александровым).

1940. Развитие и распределение млечной системы у кок-сагыза // ДАН СССР. Т. 27. № 9. С. 1053—1056.

1941. К вопросу об истории развития семенной кожуры зерновки злака // Бот. журн. Т. 26. № 2—3. С. 115—127. (Совместно с В. Г. Александровым).

1947. Об ослизняющихся клетках на семянках сложноцветных // Сов. бот. Т. 15. № 3. С. 133—145. (Совместно с В. Г. Александровым).

1949. Морфолого-анатомические особенности семянок сложноцветных из трибы *Anthemideae* как показатель условий их происхождения и местообитания // Бот. журн. Т. 34. № 2. С. 129—147. (Совместно с В. Г. Александровым).

Применение анатомо-морфологического анализа к выяснению положения рода *Brachanthemum* DC. в семействе *Compositae* // Бот. матер. гербария БИН АН СССР. Т. 11. С. 201—208.

1950. К биологии зеленых пластид в растениях // ДАН СССР. Т. 70. № 6. С. 1069—1072. (Совместно с В. Г. Александровым).

О состоянии зеленых пластид коры деревьев в зимний период. (К проблеме индивидуальности пластид и омоложения растительной клетки) // Тр. БИН АН СССР. Сер. 7. Вып. 1. С. 5—81. (Совместно с В. Г. Александровым).

1951. Об особенностях истории развития плода и семени в семействе сложноцветных // Тр. БИН АН СССР. Сер. 7. Вып. 2. С. 5—98. (Совместно с В. Г. Александровым).

О структурных изменениях тканей, возникающих под влиянием веществ, стимулирующих рост и развитие // Там же. С. 99—111. (Совместно с В. Г. Александровым, Т. Я. Деметрадзе).

1952. О некоторых морфологических особенностях развития соцветия сложноцветных (на примере видов рода *Taraxacum* L.) // Тр. БИН АН СССР. Сер. 7. Вып. 3. С. 47—86.

1956. Об образовании так называемого «чехла» на корнях одуванчика // Бот. журн. Т. 41. № 3. С. 335—346.

1957. К вопросу о природе семезачатка покрытосеменных растений на примере махровой вишни (*Cerasus vulgaris* Mill. f. flore pleno hort.) // Тр. БИН АН СССР. Сер. 7. Вып. 4. С. 172—200.

О природе плодолистика покрытосеменных растений. (К истории вопроса о природе плодолистиков) // Там же. С. 138—171.

О некоторых морфологических закономерностях развития и формирования семяпочек покрытосеменных растений // Тез. докл. 2-го дел. съезда ВБО. Секц. морфологии и эволюции. Л.: ГПБ. Вып. 1. С. 77—78.

1958. К познанию морфологической сущности семяпочки // Проблемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 3. С. 271—287.

1959. Об отклонениях в развитии семяпочки некоторых покрытосеменных растений // Бот. журн. Т. 44. № 6. С. 786—804.

О связи процесса дегенерации ядра растительной клетки с образованием в ней кристаллов оксалата кальция // Рост растений. (Тез. докл.). Львов: Изд-во Львовск. ун-та. С. 66—69. (Совместно с Г. А. Комар и Г. Н. Беляковой).

1960. Аномалии в строении семяпочек покрытосеменных растений // ДАН СССР. Т. 130. № 5. С. 1154—1158.

О морфогенезе хлоропластов высших растений // Морфогенез растений. М.: Изд-во МГУ. Т. 2. С. 448—453.

Структурные особенности хлоропластов семенных растений // Бот. журн. Т. 45. № 7. С. 951—968.

1962. О биологии развития иглицы подлистной (*Ruscus hypophyllum* L.) и некоторых особенностях строения ее цветка и плода // Тр. БИН АН СССР. Сер. 7. Вып. 5. С. 46—56. (Совместно с А. А. Дмитриевой).

Образование и роль кристаллов оксалата кальция в растительной клетке // Там же. С. 86—106. (Совместно с Г. А. Комар).

1963. О морфологии семяпочки однодольных и некоторых особенностях ее эволюции // Тез. докл. 4-го сов. эмбриологов. М.; Л. С. 40.

Морфология семяпочки ячменя *Hordeum vulgare* L. и некоторые особенности ее развития // Бот. журн. Т. 48. № 11. С. 1623—1638. (Совместно с Л. Р. Петровой).

1965. Екатерина Александровна Мокеева. (К 80-летию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 50. № 12. С. 1769—1771. (Совместно с В. К. Василевской и М. С. Яковлевым).

Морфология семяпочек некоторых однодольных // Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М.: Наука. С. 74—114. (Совместно с Г. А. Комар).

1966. О структурных изменениях растений, вызываемых действием гиббереловой кислоты // Тр. БИН АН СССР. Сер. 4. Вып. 18. С. 135—150. (Совместно с А. Ф. Бельденковой).

The effect of gibberellic acid on the anatomical and morphological structure of plants // Differentiation of apical meristems and some problems of ecological regulation of development of plants. (Proc. Symp. Praha—Nitra, August 30—September 6, 1964). Praha: Academia. P. 233—238. (Совместно с А. Ф. Бельденковой).

1968. Анатомические особенности однолетних побегов некоторых плодовых Таджикистана // Изв. АН ТаджССР. Отд. биол. наук. Т. 1. Вып. 30. С. 9—26. (Совместно с А. А. Ашуровым).

1970. Сравнительно-анатомические исследования покрывала и оси соцветия некоторых ароидных (*Araceae*) // Бот. журн. Т. 55. № 3. С. 406—421. (Совместно с Е. Н. Маня).

1973. Морфология семяпочки покрытосеменных растений. Л.: Наука. 110 с.

Строение семени у *Sida hermaphrodita* Rusby. // Бот. журн. Т. 58. № 4. С. 570—576. (Совместно с П. И. Дмитрашко).

1982. Морфологические и анатомические особенности строения репродуктивных органов клюквы болотной // Эколого-биологические особенности и продуктивность растений болот. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР. С. 51—70.

1983. Сравнительно-анатомическое исследование листа индигоферы (басмы) красильной и и. членистой // Интродукция новых технических растений. Ялта: ГНБС. С. 77—83. (Совместно с И. П. Завадской).

1985. Семейство *Arecaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л.: Наука. Т. I. С. 236—253. (Совместно с М. Ф. Даниловой).

© *М. Ф. Данилова*, *О. В. Яковлева*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 23 IV 1997

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47 + 57) : 582

ПАМЯТИ ДАРЬИ НИКИТИЧНЫ ДОБРОЧАЕВОЙ

(30 III 1916—1 XII 1995)

A. I. KUZMICHEV, A. F. ILJINSKAYA, V. V. PROTOPOPOVA, M. V. SHEVERA. IN MEMORIAM: DARYA NIKITICHNA DOBROCHAYEVA (30 III 1916—1 XII 1995)

1 декабря 1995 года в Киеве умерла Дарья Никитична Доброчаева (Ковальчук) — доктор биологических наук, профессор, лауреат Государственной премии Украины, заслуженный деятель науки Украины, почетный член Украинского ботанического общества. Ее знали и ценили многие ботаники, прежде всего флористы и систематики, историки и популяризаторы науки. Вклад Д. Н. в отечественную ботанику весом и значителен.

Д. Н. родилась 30 марта 1916 г. в с. Хижники Хмельницкой обл., где и прошло ее детство. Это один из районов Подольской возвышенности с живописными холмами и грядами, покрытыми дубравами и остатками степной растительности, с бескрайними полями, расцвеченными красными маками, с многочисленными, утопающими в садах селами и хуторами.

В 1935 г. Д. Н., студентку Харьковского университета, судьба свела с Ю. Д. Клеоповым, который незадолго до этого был избран профессором и заведующим кафедрой фитосоциологии и систематики высших растений этого старейшего на Украине университета; одновременно он продолжал работать в Киеве в Институте ботаники АН УССР, где заведовал отделом геоботаники. Клеопов углубленно занимался флорой Украины и много путешествовал. Его влияние на формирование научных интересов Д. Н. оказалось решающим. В 1936 г. Клеопов пригласил Д. Н. принять участие в экспедиции на Кавказ; незабываемые впечатления о ней остались в Д. Н. на всю жизнь.

В 1939 г. после окончания университета Д. Н. поступила в аспирантуру Института ботаники к проф. Е. Н. Бордзиловскому и начала заниматься систематикой рода *Centaurea* L.

Во время войны Д. Н. успела эвакуироваться, а после гибели своего мужа, летчика П. Доброчаева, с 1942-го по 1944 г. находилась в действующей армии. В марте 1944 г. она возвратилась в Киев, в Институт ботаники и под руководством проф. М. В. Клокова завершила, а в декабре 1946 г. защитила кандидатскую диссертацию на тему «Систематичний та історико-географічний нарис роду *Centaurea* L. s. l. у флорі УРСР». В послевоенной Украине это была первая защита ботанической работы. Прошла она блестяще. По образному выражению академика Д. К. Зерова, диссертантку и ее сочинение благословили сразу «три Архангела Михаила» — Михаил Клоков, Михаил Котов и Михаил Попов. Последний в своей рецензии отметил: «Можно сказать, не опасаясь обвинений в преувеличении и патриотическом восхвалении, что рецензируемая монография не уступает лучшим западноевропейским своим аналогам — монографиям Хайека, Продана и Брике».

Вся научная жизнь Д. Н. была связана с Институтом ботаники. В стенах этого ботанического учреждения сложилась оригинальная школа украинских флористов и систематиков, вклад в развитие которой внесла и Д. Н. Эта школа охватывала большой круг исследователей. Яркими и самобытными ее представителями, определившими на многие годы ее развитие, были А. В. Фомин, Е. И. Бордзиловский, Ю. Д. Клеопов, М. И. Котов, М. В. Клоков и др. Этих исследователей отличали разные типы и стили мышления. Однако в главном их взгляды удивительно совпадали — в расовом подходе к таксонам флоры Украины. Д. Н. была сторонником идей и взглядов своего второго учителя — М. В. Клокова, стоявшего на позициях автохтонного, непрерывного развития флоры и растительности Украины, без преувеличения роли миграций и событий плейстоцена.

Дальнейшие научные интересы Д. Н. были сосредоточены на проблемах систематики и филогении сосудистых растений. Результатом стал цикл критико-систематических обработок, посвященных родам *Centaurea* L., *Symphytum* L., *Anthemis* L., *Trapa* L. и другим представителям богатой и разнообразной флоры Украины. Кроме того, Д. Н. критически обработала более 500 видов из семейств *Geraniaceae*, *Oxalidaceae*, *Rutaceae*, *Zygophyllaceae*, *Malvaceae*, *Cistaceae*, *Onagraceae*, *Boraginaceae*, *Rosaceae*, *Asteraceae*. В 1969 г. Д. Н. вместе с другими авторами была удостоена Государственной премии УССР за многотомное издание «Флора УРСР». Из многих крупных монографий, в которых Д. Н. принимала участие, укажем «Флору европейской части СССР», «Визначник рослин України», «Определитель растений Крыма», «Визначник рослин Українських Карпат», «Хорология флоры Украины», «Определитель высших растений Украины», «Жизнь растений».

Из критико-систематических обработок самая глубокая и значительная посвящена бурачниковым. К этому семейству был неравнодушен М. Г. Попов, который свой интерес, по словам Д. Н., передал ей. Результаты многолетних исследований этой группы были подытожены в докторской диссертации на тему «Бурачникоцветные (*Boraginales* Hutch.) европейской части СССР», защищенной в 1978 г. В ней Д. Н. дала филогенетическую систему семейства (для Украины приведены 143 вида) и описала 7 новых видов: *Onosma volgensis* Dobrocz., *O. guberliensis* Dobrocz. et Vinogradova, *O. macrochaeta* Klok. et Dobrocz., *Symphytum popovii* Dobrocz., *Anchusa popovii* (Gusul.) Dobrocz., *Echium popovii* Dobrocz., *Myosotis popovii* Dobrocz. Всего ею описано 23 новых для науки таксонов.

Детищем Д. Н. является обновленный и во многом заново созданный Ботанический музей, без преувеличения лучший в Европе. Под ее руководством и при ее личном участии разрабатывались макеты экспозиций и диорам, из многочисленных экспедиций привозились гербарные коллекции, натурные экспонаты, образцы плодов и семян, древесины, фотографии и другие материалы. Разумеется, создание Ботанического музея — заслуга не только Д. Н., что она подчеркивала и сама, но и собранного и вдохновляемого ею коллектива единомышленников (Б. В. Заверуха, Л. М. Сипайлова, Л. С. Панова, Б. Б. Ситенко, Е. П. Лихобабина, Л. Д. Морозова, Т. Л. Добычина и др.). Музей производит неизгладимое впечатление. Даже у специалистов посещение музея обогащает и расширяет кругозор, рождает новые идеи и образы.

Следует отметить, что сама атмосфера Ботанического музея, которым Д. Н. заведовала более 20 лет, в наибольшей степени стимулировала ее интерес к истории и популяризации ботанической науки на Украине. История ботаники нашла свое выражение в содержательных очерках о жизни и деятельности, научном наследии, эпистолярии исследователей, работавших на Украине, — А. С. Роговича, И. Ф. Шмальгаузена, И. К. Пачоского, В. И. Липского, А. А. Янаты, М. Г. Попова, М. В. Клокова, М. И. Котова, Ю. Д. Клеопова и др. Некоторые из них написаны совместно с учениками

(А. Ф. Ильинской и М. В. Шеверой). Возрождая забытые и умалчиваемые страницы и факты жизни ученых, Д. Н. разыскивала архивные материалы и малоизвестные литературные источники, воспоминания потомков, которых она искала и находила по всему миру. Стараниями Д. Н. были отмечены памятные места, связанные с известным ботаником и одним из организаторов Украинской Академии наук академиком В. И. Липским: в г. Житомире, где прошло его детство, и в г. Одессе, где последние годы жил и работал ученый; много энергии было отдано поискам его утерянной могилы.

Значительные усилия приложила Д. Н. для того, чтобы осуществить посмертное издание трудов своих учителей: М. Г. Попова (с 1944-го по 1948 г. жившего и работавшего на Украине — сначала в Киеве, затем во Львове) и Ю. Д. Клеопова.

Глубокое уважение и благодарность заслуживает Д. Н. за издание докторской диссертации Ю. Д. Клеопова «Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР». Единственный известный экземпляр этой работы хранится в библиотеке Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН в Санкт-Петербурге. Долгое время об этой работе, не утратившей своего значения и в наши дни, больше знали по устным отзывам. С выходом ее в 1990 г. она стала доступной и вошла в широкий научный обиход. Предисловие к ней написал акад. Е. М. Лавренко (у которого также сохранился один из экземпляров диссертации), вступительную статью, носящую биографический характер, — Д. Н. Доброчаева.

Отношение Д. Н. к истории ботаники исходило из ее глубочайшего уважения к предшественникам и учителям. Один из последних докладов, посвященный жизни и научному наследию члена-корреспондента НАН Украины Е. Н. Кондратюка, глубокий и эмоциональный (иначе она и не могла!), был сделан ею в 1994 г. на конференции в Криворожском ботаническом саду НАН Украины и оставил большое впечатление у ее участников.

В Д. Н. сочетались глубокий профессионализм и тонкое понимание поэтики флоры, особенно степной, к которой у нее сохранился неослабевающий интерес на всю жизнь. Это видно в превосходно написанных ею популярных очерках и путеводителях по степным заповедникам Украины («Михайловская целина». «Каменные могилы», «Стрелецкая степь» и др.). Ботаникам, отдавшим много сил и энергии их изучению, — В. С. Ткаченко, Л. С. Пановой, В. В. Осычнюку, З. Ф. Сарычевой и др. — Д. Н. помогала в работе, стараясь по возможности продвигать по службе. В популяризации ботаники Д. Н., пожалуй, сделала больше, чем кто-либо из ее современников. Эта тема требует специального рассмотрения, мы затронули только отдельные ее моменты.

30 марта 1996 г. Д. Н. исполнилось бы 80 лет. К этому юбилею готовились ее коллеги, ученики, но отмечался он уже без нее. Урна с прахом Д. Н. захоронена рядом с могилой ее мужа, драматурга Д. В. Суптели, на Байковом кладбище в Киеве, где покоятся известные и выдающиеся украинские ботаники: И. Ф. Шмальгаузен, А. С. Роговим, Д. К. Зеров, А. Н. Окснер, М. В. Клоков, М. И. Котов, Е. М. Брадис, Е. Д. Висюлина и др.

Д. Н. была ярким и самобытным представителем украинской школы флористов и систематиков, имеющей свою историю и сложившиеся традиции. После смерти М. В. Клокова, бывшего несколько десятилетий признанным ее лидером, Д. Н. в течение 15 лет оставалась хранителем и продолжателем ее идей, внеся и своей вклад в развитие и обогащение этой школы. В работе и в личном общении Д. Н. отличалась доброжелательностью и отзывчивостью. Она всегда была готова прийти на помощь. Светлая память о Дарье Никитичне Доброчаевой сохранится в сердцах ее коллег, учеников, друзей и всех, кто ее знал.

© А. И. Кузьмичев, А. Ф. Ильинская, В. В. Протопопова, М. В. Шевера

Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН
Борок, Ярославская обл.
Институт ботаники им. Н. Г. Холодного
НАН Украины
Киев

Получено 16 IV 1997

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 (4)

Atlas Florae Europaeae. Distribution of vascular plants in Europe / Ed. by Jalas, J. Suominen, R. Lampinen (on the basis of team-work of European botanists). Vol. 11. *Cruciferae* (*Ricotia* to *Raphanus*). Maps 2434—2927. Helsinki, 1996. 310 p. (Атлас флоры Европы. Распространение сосудистых растений в Европе / Под ред. Я. Яласа, Ю. Суоминена и Р. Лампинена. Т. 11. *Cruciferae* (*Ricotia* — *Raphanus*). Карты 2434—2927. Хельсинки, 1996. 310 с.)

N. N. TZVELEV (*A REVIEW*). ATLAS FLORAE EUROPAEAE. DISTRIBUTION OF VASCULAR PLANTS IN EUROPE. VOL. 11. 1996

Вышел в свет 11-й том хорошо известной европейским ботаникам сводки «Атлас флоры Европы», включающий вторую половину европейских видов большого и очень важного в практическом отношении семейства крестоцветных (*Brassicaceae*) — всего 66 родов. В рецензии[1] к предыдущему тому «Атласа» мы уже отмечали выдающиеся качества этого издания, по обилию и ценности приводимой в нем информации даже превышающего не менее известную многотомную «Flora Europaea». Кроме отлично выполненных карт ареалов всех приведенных видов, в «Атласе» даются также довольно полная синонимика этих видов (правда, без соответствующих цитат), новейшая литература по их биологии, номенклатуре и систематике, их хромосомные числа с полным цитированием первоисточника, подробные сведения об общем распространении.

Как и в других томах «Атласа», в начале этого тома помещен очень удобный для читателей список изменений и дополнений, принятых в нем по сравнению с 1 томом «Flora Europaea». Таких изменений и дополнений довольно много, отчасти они связаны с новейшей литературой, а отчасти — с критическим отношением авторов обработок в «Атласе» к данным «Flora Europaea».

Мы не будем останавливаться здесь на тех достоинствах рецензируемого тома, которые являются общими для всего издания и достаточно отражены нами в рецензии на предыдущий том (Цвелев, 1995), и перейдем к критическим замечаниям, которых очень немного, так как все обработки в целом выполнены весьма тщательно.

На карте 2455 не отмечены местонахождения *Alyssum linifolium* Steph. ex Willd. — результаты заносов этого вида (мы предпочитаем относить его к роду *Meniocus* Desv.) в Московскую и Ленинградскую области, а также в Удмуртию и Белоруссию. Этот вид вообще нередко заносится вдоль железных дорог в более северные районы. Вероятно, следуя В. П. Бочанцеву (1978, Новости сист. высш. раст. 15 : 151), в «Атласе» для *Alyssum desertorum* Stapf принято название *A. turkestanicum* Regel et Schmalh., с чем нельзя согласиться. Пустынный (а не степной!) вид *A. turkestanicum* отличается от *A. desertorum* не только волосистыми, но и более крупными стручочками. *A. parviflorum* Bieb., на наш взгляд, также заслуживает признания (в «Атласе» он принят за синоним *A. campestre* (L.) L.).

Thlaspi caerulescens J. et C. Presl на карте 2663 указывается в Ленинградской обл. только севернее Невы, однако он быстро распространяется к югу и стал уже нередким растением в окрестностях Гатчины и Луги. Некоторые адвентивные виды рода

---

[1] Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 120—123.

Lepidium L. также в последние годы быстро расселяются преимущественно вдоль железных дорог. Так *L. densiflorum* Schrad. стал почти повсеместным в Северо-Западной России придорожным растением. *L. virginicum* L. (карта 2799) уже несколько раз найден в С.-Петербурге, а также у ст. Мга (кроме того, в Удмуртии), а *L. pinnatifidum* Ledeb. (карта 2804) найден в Удмуртии, а в последнее время обнаружен нами в С.-Петербурге. Быстро распространяется вдоль железных дорог и *Hirschfeldia incana* (L.) Lagr.-Foss. (карта 2896), найденный уже во многих местах Ленинградской обл.

На картах 2843—2847 приведены ареалы 5 очень близких сицилийских видов рода *Brassica* L. из родства *B. oleracea* L. Однако ничуть не меньше заслуживающий видового ранга крымский вид того же родства *B. taurica* (Tzvel.) Tzvel. (1983, Бот. журн. 68, 2 : 240; *B. sylvestris* subsp. *taurica* Tzvel.) приведен лишь в синонимике к *B. incana* Ten. (с. 242), хотя и с оговоркой, что это сделано «предварительно». Этот вид является узким эндемиком Крыма, встречаясь лишь на труднодоступных скалистых склонах горы Аюдаг к морю, но в изобилии. Возможность заносного и гибридного происхождения крымской популяции, предполагаемая недавними монографами *Brassica* sect. *Brassica* (Snogerup S., Gustafsson M., von Bothmer R. 1990, Willdenowia, 19. 2 : 271—365), представляется нам очень мало вероятной. В этой монографии *B. taurica* не упоминается даже в синонимах, хотя на точечной карте ареала *Brassica incana* (с. 320) в Крыму поставлена точка (как и на карте 2848 «Атласа»). Во всяком случае, по приведенному в монографии ключу для определения видов *B. taurica* не определяется как *B. incana*.

Виды *Erucastrum armoracioides* (Czern.) Cruchet и *E. cretaceum* Kotov и в «Атласе», и во «Flora Europaea» отнесены к роду *Brassica* в качестве подвидов одного рода: *B. elongata* Ehrh. subsp. *integrifolia* (Boiss.) Breistr. и *B. elongata* subsp. *pinnatifida* (Schmalh.) Greuter et Burdet соответственно. Нельзя не признать, что такие длинные подвидовые названия не удобны для пользования.

Издание 11-го тома «Атласа» осуществлено благодаря энергичной деятельности его редакторов J. Jalas, J. Suominen, R. Lampinen при участии ряда специалистов по отдельным группам. Мы очень благодарны доктору I. Teräs за присылку экземпляра «Атласа» в редакцию Ботанического журнала, откуда он передан в библиотеку Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН.

В заключение нельзя еще раз не отметить большую научную ценность «Атласа», а также его высококачественное полиграфическое исполнение. Выход каждого его тома — большое событие для европейских ботаников.

11-й том «Атласа» (его индекс — ISBN 951-9108-11-4) можно приобрести по следующим адресам:

Akateeminen kirjakauppa (the Academic Bookstore). P. O. Box 128. Fin-00101. Helsinki. Finland.

Tiedekirja (Bookstore Tiedekirja). Kirkkokatu 14. Fin-00170. Helsinki. Finland.

Стоимость книги около 720 финских марок.

Все тома «Атласа» издаются совместно Комитетом по картированию флоры Европы и Финским биологическим обществом «Vanamo».

© Н. Н. Цвелев

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Санкт-Петербург

Получено 14 IV 1997

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 (517.3)

И. А. Губанов. Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения) / Под ред. Р. В. Камелина. М.: Валанг, 1996. 136 с.

B. M. MIRKIN, A. A. MULDASHEV. *I. A. GUBANOV.*
CONSPECTUS OF FLORA OF OUTER MONGOLIA (VASCULAR PLANTS). 1996

Из предисловия научного редактора мы узнаем, что за последние 15 лет расширились представления о флоре сосудистых растений Монголии. Состав монгольской флоры вырос более чем на 500 видов и подвидов. Основная доля новых для Монголии, а также для науки таксонов открыта в результате работ флористического отряда Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции, костяк которого составляли И. А. Губанов, Р. В. Камелин и монгольские флористы Э. Ганболд и Ш. Дарийма. В работах отряда в разные годы принимали участие В. И. Грубов и А. Л. Буданцев, а также монгольские ботаники Н. Улзий-Хутаг и Ч. Санчир. Настоящий «Конспект» обобщает эти работы.

В обращении «От автора» И. А. Губанов приносит благодарность коллегам, с которыми ему пришлось вместе «переносить экспедиционные радости и огорчения, а потом обрабатывать собранный материал в камеральных условиях» (с. 4). Свой труд он посвящает светлой памяти Н. В. Павлова — выдающегося исследователя монгольской флоры.

«Введение» содержит краткую характеристику природных условий Монголии и обзор истории ботанических исследований этой страны. Подчеркнуто, что приоритет в изучении флоры этого уникального региона принадлежит русским исследователям-путешественникам XIX в. Н. С. Турчанинову, Н. М. Пржевальскому, А. А. Бунге, К. И. Максимовичу, Д. А. и Е. Н. Клеменц и многим другим.

Эти исследования были продолжены в XX столетии П. К. Козловым, Н. П. Иконниковым-Галицким, Н. В. Павловым, Я. И. Прохановым, В. И. Барановым, Н. Л. Десяткиным, Е. Г. Победимовой.

Начиная с 1940 г. флору Монголии исследовал А. А. Юнатов, сборы которого составляют 16 тыс. гербарных листов. «Однако классиком монгольской флористики суждено было стать другому петербургскому ботанику — В. И. Грубову, путешествия которого по Монголии начались в 1947 г., а последняя поездка состоялась в 1992 г. Именно Грубов осуществил мечту многих ботаников — создал полную флористическую сводку для всей территории Внешней Монголии. Его „Конспект флоры МНР" (1955) включает 1875 видов сосудистых растений, относящихся к 552 родам и 97 семействам. ⟨...⟩ Еще большее научное и педагогическое значение имеет другая книга В. И. Грубова — „Определитель сосудистых растений Монголии" (1982), остающаяся основной сводкой по флоре Внешней Монголии до сих пор. В ней содержится 2239 видов из 599 родов и 113 семейств» (с. 6).

Рецензируемый «Конспект» развивает исследования Грубова: в нем приводится 2823 вида, подвида и гибрида из 662 родов и 128 семейств.

Для каждого включенного в «Конспект» вида или подвида (а в некоторых случаях — для разновидностей) приводятся следующие сведения.

1. Современное название, принимаемое автором, и базионим, если законное название представляет комбинацию. И то и другое название обязательно сопровождается полной номенклатурной цитатой.
2. Синонимика.
3. Распространение вида по территории Внешней Монголии (указываются номера ботанико-географических районов).
4. Уточняющие ссылки на библиографические источники, в которых сообщается о нахождении вида.
5. Отмечены таксоны, описанные с территории МНР, указано место хранения их типов. Та же информация приведена для эндемиков и субэндемиков.

6. После каждого названия семейства приведено число родов и видов, входящих в его состав.

Книга не является результатом простого механического суммирования данных о флоре Монголии, накопленных на сегодняшний день. Автор выполнил критическую обработку многих групп растений в той мере, насколько позволяли доступность материала и выбранная форма конспекта.

В «Заключении» автор приводит краткий статистический анализ монгольской флоры (т. е. в компактном варианте повторяет результаты ранее опубликованного исследования (Камелин, Губанов, 1993)).[1] 3 самых крупных семейства составляют около 40 % состава флоры: *Asteraceae* (407 видов), *Fabaceae* (312) и *Poaceae* (250). Отмечено, что флора Внешней Монголии носит выраженно континентальный характер; по своему составу она голарктическая, сочетающая, с одной стороны, признаки бореальной, с другой — центроазиатской флор.

Весьма ценна приводимая в конспекте библиография флористической и ботанико-географической литературы по Внешней Монголии, состоящая из более чем 600 названий. «Конспект» также снабжен указателем латинских названий родов и семейств, что делает его удобным в употреблении.

Есть все основания согласиться с автором «Конспекта» в том, что его работа является подготовительным этапом перед составлением «Флоры Внешней Монголии», которая, по мнению научного редактора, будет состоять из 4—5 томов. Мы также вправе ожидать от В. И. Грубова дополненного и исправленного нового «Определителя сосудистых растений Монголии», 1-е издание которого уже стало библиографической редкостью.

В тексте книги имеются отдельные опечатки в написании латинских названий таксонов, что огорчительно, но не влияет на общий высокий уровень издания. Тираж его невелик — 300 экземпляров, но при целевом распространении между специалистами вполне достаточен.

В заключение рецензии остается поздравить И. А. Губанова с выходом этой книги, которая, видимо, подводит итог наиболее важному этапу научной биографии этого разносторонне образованного ботаника.

© Б. М. Миркин, А. А. Мулдашев

Институт биологии УНЦ РАН
Уфа

Получено 18 XII 1996

---

[1] Цитированные И. А. Губановым источники в библиографию к рецензии не включены.

ХРОНИКА

УДК 061.3 : 582.23/.27

I ВСЕРОССИЙСКАЯ АЛЬГОЛОГИЧЕСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ «СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ АЛЬГОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В РОССИИ»

K. L. VINOGRADOVA. 1ST ALL-RUSSIAN ALGOLOGICAL CONFERENCE «MODERN STATE OF ALGOLOGICAL RESEARCH IN RUSSIA»

С 22 по 25 апреля 1997 г. в Санкт-Петербурге проходила I Всероссийская альгологическая конференция, организованная Отделом альгологии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН и Секцией альгологии Русского ботанического общества.

В 1997 г. исполняется 95 лет со дня рождения Анны Дмитриевны Зиновой (1902—1985), 90 лет со дня рождения Максимилиана Максимилиановича Голлербаха (1907—1989) и Владимира Ивановича Полянского (1907—1959). Поэтому конференция была посвящена памяти этих крупных российских альгологов.

Целью конференции было обсудить современное состояние альгологических исследований в России. Российская альгология долгие годы развивалась как советская и, занимая ведущее положение во всесоюзном масштабе, всецело способствовала развитию альгологии в республиках и созданию там своих альгологических центров. Поэтому важно было оценить, насколько после распада Советского Союза альгология в России осталась самодостаточной, провести смотр научных и кадровых сил, наметить наиболее актуальные и перспективные направления исследований. Инициатива организаторов нашла весьма широкий для современных условий отклик. В программу конференции было заявлено 68 докладов, фактически заслушано 47 докладов, не считая выступлений с воспоминаниями о наших учителях и старших коллегах, которым была посвящена конференция. Собралось около 70 специалистов — сотрудников институтов Российской академии наук, университетов, педагогических и сельскохозяйственных высших учебных заведений из Санкт-Петербурга, Москвы, Мурманска, Архангельска, Сыктывкара, Кирова, Борка, Нижнего Новгорода, Уфы, Якутска, Владивостока. В истории профессиональных альгологических встреч в нашей стране — это первое общеальгологическое совещание в масштабах России. Первая и единственная Всесоюзная альгологическая конференция состоялась в 1987 г. в Черкассах, Украина. Чтобы достичь поставленной цели и отразить современное состояние альгологических исследований, тематика докладов на конференции не ограничивалась, не делалось секционных заседаний (далее приведен перечень сделанных докладов, сгруппированных тематически). В библиотеке Ботанического института благодаря усилиям Т. В. Седовой была организована выставка, посвященная деятельности А. Д. Зиновой, М. М. Голлербаха и В. И. Полянского.

Конференция показала, что в настоящее время альгология в нашей стране располагает серьезным кадровым и научным потенциалом. С распадом СССР ряд серьезных альгологических центров (киевский, кишиневский, бакинский, среднеазиатский), сформировавшихся в советское время, оказались за пределами страны. Однако в целом потери не являются непоправимыми, поскольку альгология в республиках развивалась под влиянием российской альгологической школы. В настоящее время в России сохраняются такие традиционные отрасли альгологии, как систематика и флористика водорослей, палеоальгология (в основном палеодиатомология), экология и фитоценология, прикладная альгология, более активно стали развиваться цитология водорослей, биохимия и экофизиология, растет доля альгологических работ гидробиологической направленности. В каждой из этих областей в последние годы проводятся интересные исследования, применяются новые методы, получены серьезные результаты. Опубликовано немало крупных монографий, флористических сводок, руководств по водорослям, многие из них при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований. Наблюдается заметный рост альгологических коллективов и формирование новых центров в ряде регионов страны, прежде всего в Уфе, Якутске, Иркутске, Сыктывкаре, Москве. Отрадно наблюдать, что и в настоящее время происходит приток в альгологию молодых специалистов, которых было немало на конференции.

Вместе с тем на конференции отмечалось, что, несмотря на имеющиеся успехи, современное состояние альгологических исследований в России не может считаться вполне удовлетворительным. Прежде всего вызывает озабоченность явное преобладание прикладных исследований (включая локальные флористические работы, продиктованные местными потребностями) над фундаментальными. Такое соотношение можно объяснить объективными причинами, однако оно отражает и общее состояние науки, спад интереса к общебиологическим проблемам, возможность более быстрого получения результата и т. п. Ключевым направлением альгологии, как науки, выделенной по объекту, всегда было систематико-флористическое. Поэтому особую обеспокоенность вызывает состояние фундаментальных исследований в области систематики и флористики водорослей. Об отставании этих отраслей говорится на протяжении многих лет. В настоящее время положение не только не изменилось, но и усугубляется, поскольку удельный вес этих исследований и в качественном, и в количественном отношении падает. Это нашло отражение и на конференции, на которой работы по систематике составили весьма незначительный процент, а флористические работы в подавляющем большинстве были подчинены экологической тематике. Остаются не обеспеченными систематиками-монографами многие филумы водорослей, а флористами — многие регионы страны и экологические группы водорослей. В настоящее время имеются специалисты по зеленым (*Chlorophyta*), бурым (*Phaeophyta*), красным (*Rhodophyta*), диатомовым (*Bacillariophyta*), динофитовым (*Dinophyta*), синезеленым (*Cyanophyta*) водорослям, при этом только часть этих групп изучается молодыми систематиками. Слабо внедряются в систематику водорослей новые методы. Мы заметно отстаем от мирового уровня в применении электронно-микроскопических методов изучения тонкой структуры водорослей, у нас почти не применяются молекулярные методы в систематике при повальном их использовании за рубежом. Методическое и техническое отставание приводит к изоляции от мирового научного процесса, позволяет зарубежному альгологическому сообществу не считаться с российскими наработками. Прогресс в систематике и флористике водорослей непосредственно связан с решением кадровой задачи — с обеспеченностью различных таксономических групп специалистами. В современных условиях систематика водорослей закономерно должна развиваться не только в центре (как это было традиционно), но и по всей стране, тем более что основные альгологические коллективы работают в академических учреждениях, университетах и других высших учебных заведениях.

Далека от завершения инвентаризация таксономического и типологического биоразнообразия водорослей морей, континентальных водоемов и почв. Неудовлетворительно состояние альгологических исследований в заповедниках. Не разработана концепция природоохранной политики применительно к водорослям, т. е. концепция сети охраняемых акваторий, Красной книги по водорослям и т. п.

Следует отметить возросшую за последнее время разрозненность и изолированность исследований, недостаточное развитие комплексных подходов к решению общих проблем. Одной из назревших проблем является создание современной многотомной сводки «Флора водорослей России», которая могла бы объединить коллег и стимулировать развитие альгологии в стране, однако, к сожалению, реальных сил для осуществления этого проекта в настоящее время нет.

Признав полезность и важность конференции, ее участники единодушно приняли решение о периодическом проведении подобных профессиональных встреч с интервалом в 4—5 лет.

Успеху конференции во многом способствовала активная работа членов оргкомитета В. М. Андреевой, И. В. Макаровой и особенно ученого секретаря оргкомитета А. Ф. Лукницкой. (Председатель оргкомитета — К. Л. Виноградова).

На конференции были прочитаны следующие доклады:

Пиневич А. В. (Санкт-Петербург — СПб.). На пути к созданию модернизированной концепции цианофит.

Перестенко Л. П. (СПб.). О происхождении и эволюции ламинариевых водорослей.

Андреева В. М. (СПб.). О проблемах таксономии коккоидных и сарциноидных зеленых водорослей.

Рундина Л. А. (СПб.). Морфотипы зигоспор современных конъюгат и их предшественников в геологическом прошлом.

Седова Т. В. (СПб.). Кариология водорослей: вчера, сегодня, завтра.

Потапова М. Г. (СПб.). Морфологическая изменчивость и жизненный цил *Diatoma moniliformis* Kütz. (*Bacillariophyta*).

Баринова С. С. (Москва). Биоразнообразие водорослей: флористические и ценотические аспекты.

Штина Э. А. (Киров). Флора водорослей бассейна реки Вятка (Обзор исследований за 60 лет).

Охапкин А. Г. (Н. Новгород). Структура и сукцессия фитопланктона при зарегулировании речного стока.

Стенина А. С. (Сыктывкар). Изучение диатомовых в водоемах восточно-европейских тундр России.

Белякова Г. А. (Москва). Альгофлора реки Москва и ее бассейна в черте города.

Васильева-Кралина И. И., Габышев В. А. (Якутск). Флористический состав водорослей реки Лена в зоне влияния г. Якутска.

Иванова А. П., Копырина Л. И. (Якутск). Водоросли старичных озер реки Лена в долине Туймаада.

Васильева-Кралина И. И., Ремигайло Л. А., Пшенникова Е. В. (Якутск). Итоги и перспективы альгологических исследований в Якутии.

Рожкова О. Ю. (Якутск). Альгофлора водоемов Олекминского заповедника (Якутия).

Медведева Л. А. (Владивосток). Альгологические исследования в заповедниках Приморского края.

Юлова Г. А. (Н. Новгород). Водоросли кислых водоемов.

Анисимова О. В. (Москва). История изучения флоры Телецкого озера.

Зернова В. В. (Москва). Фитопланктон Балтийского моря в начале 1990-х годов.

Радченко И. Г. (Москва). Летний фитопланктон различных заливов Белого моря.

Гогорев Р. М., Макарова И. В. (СПб.). Род *Chaetoceros* в Белом море.

Блинова Е. И., Сабурин М. Ю. (Москва). Сезонная и многолетняя динамика и скорость реколонизации фитоценозов цистозейры Черного моря.

Ковальчук Н. А. (СПб.). Иерархическое регулирование процесса обрастания в фитосистеме «цистозейра—макроэпифиты» (Черное море).

Михайлова Т. А. (Архангельск). Начальные этапы развития ламинариевого альгоценоза на новом субстрате в Белом море.

Пронина О. А. (Архангельск). Современное состояние зарослей промысловых видов макрофитов и итоги развития марикультуры видов Laminaria на Белом море.

Афанасьева А. Л., Станиславская Е. В. (СПб.). Альгоценозы зарастающего озера.

Петров К. М. (СПб.). Эталоны акваторий с максимальным разнообразием фитобентоса: ландшафтный метод выявления.

Суханова И. Н. (Москва). Мезомасштабная и межгодовая изменчивость фитоцена шельфа Берингова моря.

Лаврентьева Г. М., Терещенкова Т. В. (СПб.). Вегетация фитопланктона в озерах в подледный период.

Зайцева И. И. (СПб.). Разработка структуры экспериментальных исследований влияния тяжелых металлов на природные сообщества фитопланктона.

Петрова Н. А., Иосина И. В. (СПб.). Изменения структуры природных сообществ фитопланктона и водных грибов под влиянием интоксикации тяжелыми металлами.

Квитко Н. В., Сафонова Е. Ф., Дмитриева И. А., Янкевич М. И. (СПб.). Водоросли как активная часть ценоза, осуществляющего самоочистку загрязнения вод и почв.

Маркова Г. И. (Киров). Альгологическая оценка влияния тепловой электростанции на водные экосистемы.

Алексахина Т. И. (Москва). Оценка изученности почвенных водорослей в лесах России.

Некрасова К. А. (Киров). Водоросли засоленных почв.

Дорохова М. Ф. (Москва). Почвенные водоросли одного из нефтедобывающих районов Западной Сибири.

Хайбуллина Л. С. (Уфа). Особенности альгогруппировок отвалов Башкирского медно-серного комбината.

Воронкова Е. В. (Уфа). Аэрофильные водоросли — эпифиты деревьев в городе Уфа.

Громов Б. В. (СПб.). Новые данные о паразитах водорослей.

Ильяш Л. В. (Москва). Жизненные стратегии микроводорослей.

Белевич Т. А. (Москва). Взаимодействие морских планктонных микроводорослей *Prorocentrum micans* и *Platymonas viridis* в смешанных культурах.

Камнев А. Н. (Москва). Возрастная морфофизиология: прикладные и академические аспекты.

Курамшина З. М., Хасанова З. М., Хасанова Л. А. (Уфа). Электрофизический анализ клеток синезеленых водорослей под действием ионов тяжелых металлов.

Аллагулова Ч. Р., Хасанова З. М., Хасанова Л. А. (Уфа). Синтез белков токсического шока цианобактериальными клетками.

Яппарова Э. Н., Хасанова З. М., Хасанова Л. А. (Уфа). Аккумуляция тяжелых металлов клетками синезеленых водорослей.

Петров Ю. Е. (СПб.). Прогресс световой микроскопии и изучение водорослей.

Немкова О. Н., Фролов Д. Н., Фрэз А. И., Селезнева Т. Ф., Гавриленко И. А. (СПб.). Новые биологические люминесцентные микроскопы и устройства для изучения объектов по методу фазового контраста.

© *К. Л. Виноградова*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 20 V 1997

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1997. VOL. 82. N 9)

Page

Vassilyev A. E., Muravnik L. E. Cell component dynamics in the leaf tissues of *Populus deltoides* (*Salicaceae*) during life cycle. 2. Palisade mesophyll during growth 1

Kashin A. S., Chernishova M. P. The frequency of apomixis populations of some *Taraxacum* and *Hieracium* species (*Asteraceae*) 14

Saghatheljan A. A. Classification of geographical elements of the flora of Armenia 25

Antonova I. S., Terteryan R. A. Development of shoot systems in *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) 39

COMMUNICATIONS 54

Pavlyutkin B. I. The finding of beech forest remains in the Ust-Suifun Formation, Southern Primorye (the Russian Far East) 54

Novitskaya L. L. About a possible cause of formation of Karelian birch trunk structural abnormalities 61

Mamadrizokhonov A. A., Rakhmikhudoev G. R., Konunov I. K., Soadatkadamova T. M. Pollen vitability and self-fertilization capacity of *Rosa huntica* and *Rosa beggeriana* (*Rosaceae*) in Mountainous Badakhshan (Pamir) 66

Lobova T. A. Seed morphology and anatomy in the genera the *Argophyllum* and *Corokia* (*Argophyllaceae*) 68

Avetisian V. E., Safarian A. D., Mkhitarian Yu. A., Dzagurova K. M. The type specimens of vascular plants kept in the Herbarium of Department of taxonomy and geography of higher plants, Institute of botany, National Academy of Armenia (ERE). 2. *Ericaceae—Iridaceae* 78

Osipov S. V. Correlation among ecological geographical and ecological coenotical elements in the flora of the axial part of the Yam-Alin mountain range (the Russian Far East) . 80

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 91

Levichev I. G., Navruzshoev D. A new species of the genus *Gagea* (*Liliaceae*) from the Pamiro-Alai 91

Stepanov N. V. *Veronica taigischensis* (*Scrophulariaceae*), a new species from the West Sayan 92

Lafferrière J. E. Transfer of specific and infraspecific taxa from *Mahonia* to *Berberis* (*Berberidaceae*) 95

Portenier N. N. Synopsis of the genus *Carduus* (*Asteraceae*) of the Caucasian flora. 1. Sections *Carduus* and *Carduastrum* 100

FLORISTIC FINDINGS 109

Firsov G. A., Baranova M. V. New records of *Allium regelianum* (*Alliaceae*) in Volgograd district 109

Van V. M. On the flora of the Komsomolsk reservation (the Russian Far East) 113

Gabrielian E. Ts., Arevshatian I. G., Gambarian P. P. New floristic records in Armenia 118

CHROMOSOME NUMBERS 122

Devyatov A. G., Zhmylev P. Yu., Kozhevnikova A. D. Chromosome numbers of some Arctic species of the genus *Saxifraga* (*Saxifragaceae*) 122

HISTORY OF SCIENCE 123

Kamelin R. V., Sytin A. K. Nikolai Stepanovich Turczaninow (on the occasion of his bicentenary) 123

ANNIVERSARIES AND MEMORIAL DATES 138

Danilova M. F., **Yakovleva O. V.** Maria Ionovna Savchenko (on the occasion of her 90th birthday) 138

OBITUARIES 143

Kuzmichev A. I., Iljinskaya A. F., Protopopova V. V., Shevera M. V. In memoriam: Darya Nikitichna Dobrochayeva (30 III 1916—1 XII 1995) 143

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 146

Tzvelev N. N. (*A review*). Atlas Florae Europaeae. Distribution of vascular plants in Europe. Vol. 11. 1996 146

Mirkin B. M., Muldashev A. A. *I. A. Gubanov.* Conspectus of flora of Outer Mongolia (Vascular plants). 1996 148

CHRONICLE 150

Vinogradova K. L. 1st All-Russian Algological Conference «Modern state of algological research in Russia» 150

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1997. Т. 82. № 9) Стр.

Васильев А. Е., Муравник Л. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа *Populus deltoides* (*Salicaceae*) в ходе жизненного цикла. 2. Палисадный мезофилл в ходе роста . . . 1
Кашин А. С., Чернышова М. П. Частота апомиксиса в популяциях некоторых видов *Taraxacum* и *Hieracium* (*Asteraceae*) . . . 14
Сагателян А. А. Классификация географических элементов флоры Армении . . . 25
Антонова И. С., Тертерян Р. А. Развитие побеговых систем у *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) . . . 39

СООБЩЕНИЯ . . . 54

Павлюткин Б. И. Находка остатков букового леса в верхнемиоценовой усть-суйфунской свите Южного Приморья (Дальний Восток России) . . . 54
Новицкая Л. Л. О возможной причине формирования структурных аномалий ствола карельской березы . . . 61
Мамадризохонов А. А., Рахмихудоев Г. Р., Конунов И. К., Саодаткадамова Т. М. Жизнеспособность пыльцы и самоопыляемость *Rosa huntica* и *Rosa beggeriana* (*Rosaceae*) в условиях Горного Бадахшана (Памир) . . . 66
Лобова Т. А. Морфология и анатомия семян родов *Argophyllum* и *Corokia* (*Argophyllaceae*) . . . 68
Аветисян В. Е., Сафарян А. Д., Мхитарян Ю. А., Дзагурова К. М. Типовые образцы таксонов сосудистых растений, хранящиеся в гербарии отдела систематики и географии высших растений Института ботаники НАН Республики Армения (ERE). 2. *Ericaceae—Iridaceae* . . . 78
Осипов С. В. Соотношение эколого-географических и эколого-ценотических элементов во флоре осевой части хребта Ям-Алинь (Дальний Восток России) . . . 80

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ . . . 91

Левичев И. Г., Наврузшоев Д. Новый вид рода *Gagea* (*Liliaceae*) из Памиро-Алая . . . 91
Степанов Н. В. *Veronica taigischensis* (*Scrophulariaceae*) — новый вид из Западного Саяна . . . 92
Лаферьер Дж. Е.. Перенос таксонов видового и внутривидового рангов из *Mahonia* в *Berberis* (*Berberidaceae*) . . . 95
Портениер Н. Н. Обзор видов рода *Carduus* (*Asteraceae*) флоры Кавказа. 1. Секции *Carduus* и *Carduastrum* . . . 100

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ . . . 109

Фирсов Г. А., Баранова М. В. Новые находки *Allium regelianum* (*Alliaceae*) в Волгоградской области . . . 109
Ван В. М. К флоре Комсомольского государственного заповедника (Дальний Восток России) . . . 113
Габриэлян Э. Ц., Аревшатян И. Г., Гамбарян П. П. Новые флористические находки в Армении . . . 118

ЧИСЛА ХРОМОСОМ . . . 122

Девятов А. Г., Жмылев П. Ю., Кожевникова А. Д. Числа хромосом некоторых арктических видов рода *Saxifraga* (*Saxifragaceae*) . . . 122

ИСТОРИЯ НАУКИ 123

Камелин Р. В., Сытин А. К. Николай Степанович Турчанинов (к 200-летию со дня рождения) 123

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 138

Данилова М. Ф., **Яковлева О. В.** Мария Ионовна Савченко (к 90-летию со дня рождения) 138

ПОТЕРИ НАУКИ 143

Кузьмичев А. И., Ильинская А. Ф., Протопопова В. В., Шевера М. В. Памяти Дарьи Никитичны Доброчаевой (30 III 1916—1 XII 1995) 143

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 146

Цвелев Н. Н. (*Рецензия*). Атлас флоры Европы. Распространение сосудистых растений в Европе. Т. 11. 1996 146

Миркин Б. М., Мулдашев А. А. *И. А. Губанов.* Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). 1996 148

ХРОНИКА 150

Виноградова К. Л. I Всероссийская альгологическая конференция «Современное состояние альгологических исследований в России» 150

ГЛУБОКОУВАЖАЕМЫЕ КОЛЛЕГИ!

Президиум РБО приглашает вас принять участие в работе очередного делегатского съезда Русского ботанического общества.

Съезд состоится 26—29 мая 1998 г. в Санкт-Петербурге. В программе работы съезда планируются проведение пленарных и секционных заседаний по теме «Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков» и решение вопросов, связанных с организационной деятельностью Общества. Состоятся ботанические экскурсии в окрестностях Санкт-Петербурга. Планируется издание тезисов докладов (об условиях издания тезисов будет сообщено дополнительно). Принятие к печати тезисов не гарантирует участия в работе съезда.

Помимо выдвинутых отделениями делегатов (1 делегат от 10 действительных членов Общества), в работе съезда могут принять участие (с правом голоса) члены Совета РБО и представители членов-коллективов. Делегатский взнос 100 000 руб. Списки участников съезда просим направлять до 15 октября по адресу: 197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2, РБО.

Президиум РБО

УВАЖАЕМЫЕ АВТОРЫ!

Редакция напоминает, что присылаемые иллюстрации должны отвечать следующим требованиям.

Штриховые рисунки должны быть сделаны черной тушью на кальке или на плотной белой бумаге; все обозначения наносятся только на второй экземпляр, который может быть ксерокопией.

Фотоснимки представляются в 2 экземплярах, они должны быть контрастными, отпечатанными на гладкой (не сатинированной) бумаге с накатом, черно-белые. Обозначения на лицевой стороне фотографии следует делать только на одном экземпляре.

Рисунок должен быть по возможности разгружен от надписей; все условные обозначения должны быть объяснены в подписи к нему или в тексте. Выделы легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами, а содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку или в тексте.

В подписи к рисунку указывается, что́ приведено на оси абсцисс и что́ на оси ординат.

Вниманию авторов

в целях ускорения публикации статей текст необходимо представлять на дискете 3.5 дюйма (в дополнение к машинописному оригиналу). Для компьютерной верстки журнала используются IBM PC совместимые компьютеры и программы, работающие в среде Windows. Для компьютерного набора статей предпочтительно применение текстовых процессоров Word 6.0

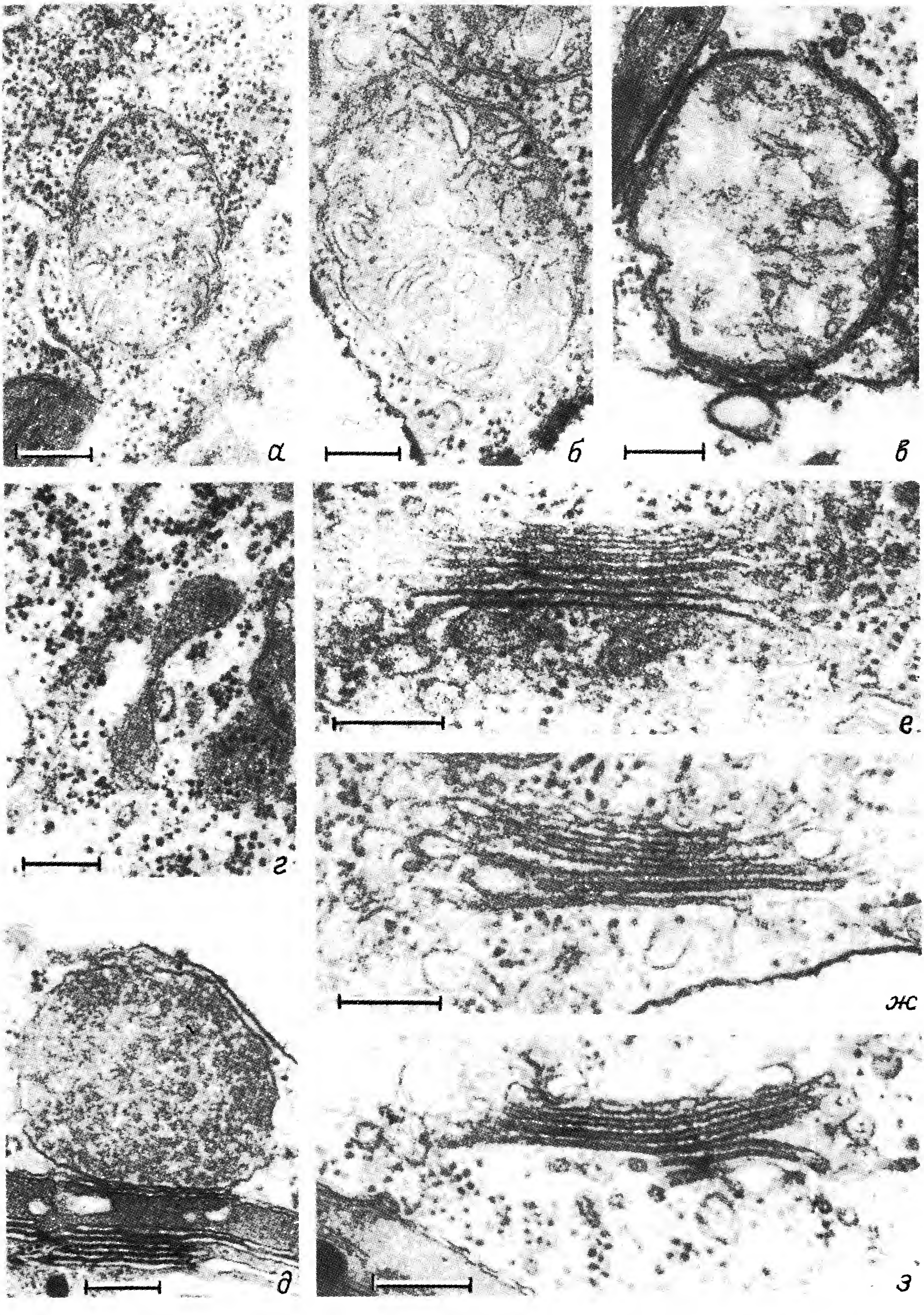


Таблица I. Митохондрии (*а—в*), пероксисомы (*г*, *д*) и диктиосомы (*е—з*) на разных стадиях роста клеток палисадного мезофилла *Populus deltoides*.

а, *г*, *е* — в клетках листового бугорка; *б*, *ж* — в клетках листьев на стадии деления; *в*, *д*, *з* — в клетках зрелых листьев. Масштабная линейка — 0.1 мкм.

К с. 7

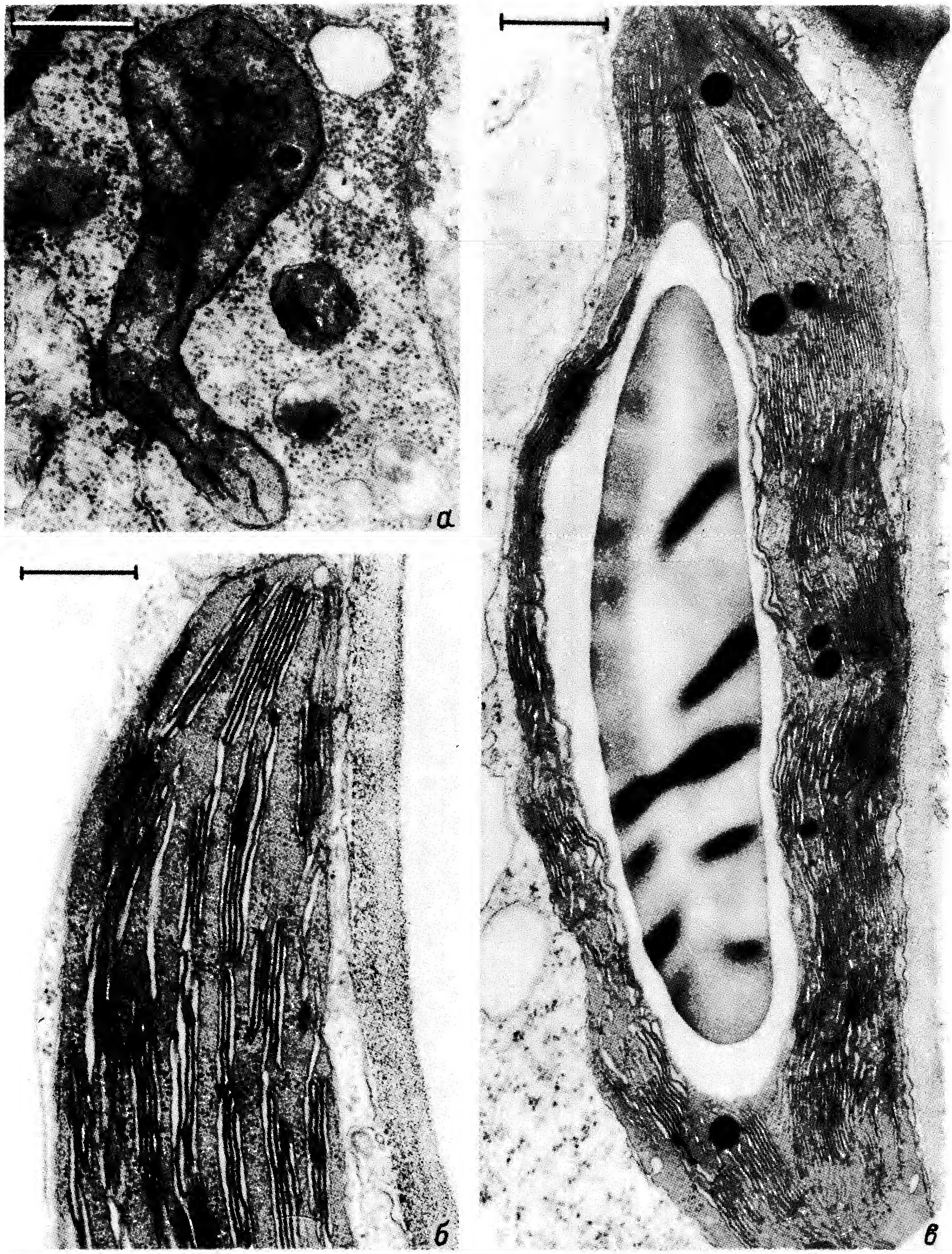
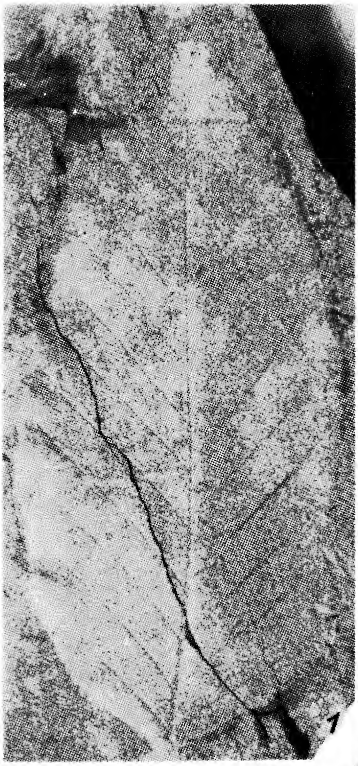
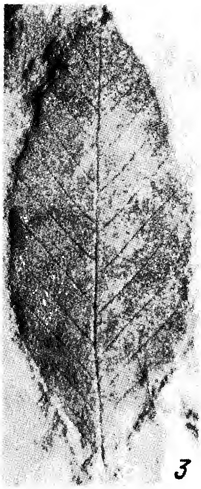
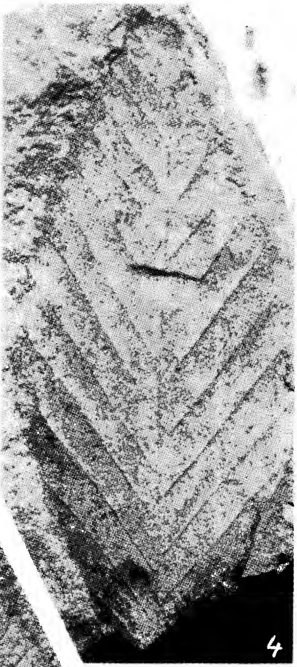


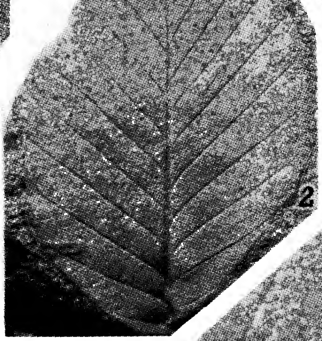
Таблица II. Пластиды в клетках листового бугорка (*а*) и палисадного мезофилла (*б*, *в*) на стадиях растяжения (*б*) и зрелости (*в*) листьев *Populus deltoides*.

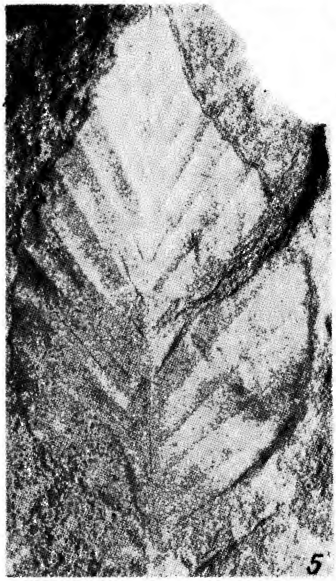
Масштабная линейка — 0.2 мкм.











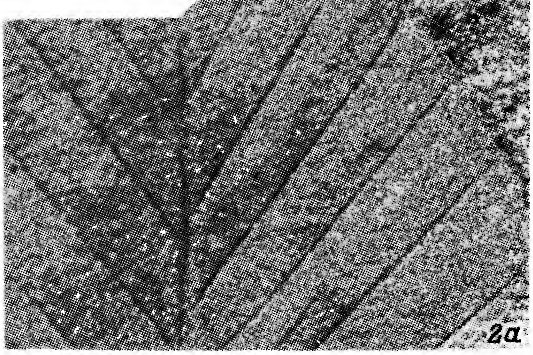


Таблица I.

1—4 — *Fagus palaeojaponica*, кол. 9017-2 (*1* — обр. 49; *2* — обр. 6; *2a* — то же, ×2.5; *3* — обр. 291; *4* — обр. 184); *5* — *F. chankaica* (кол. 9017-2, обр. 24).

К с. 58

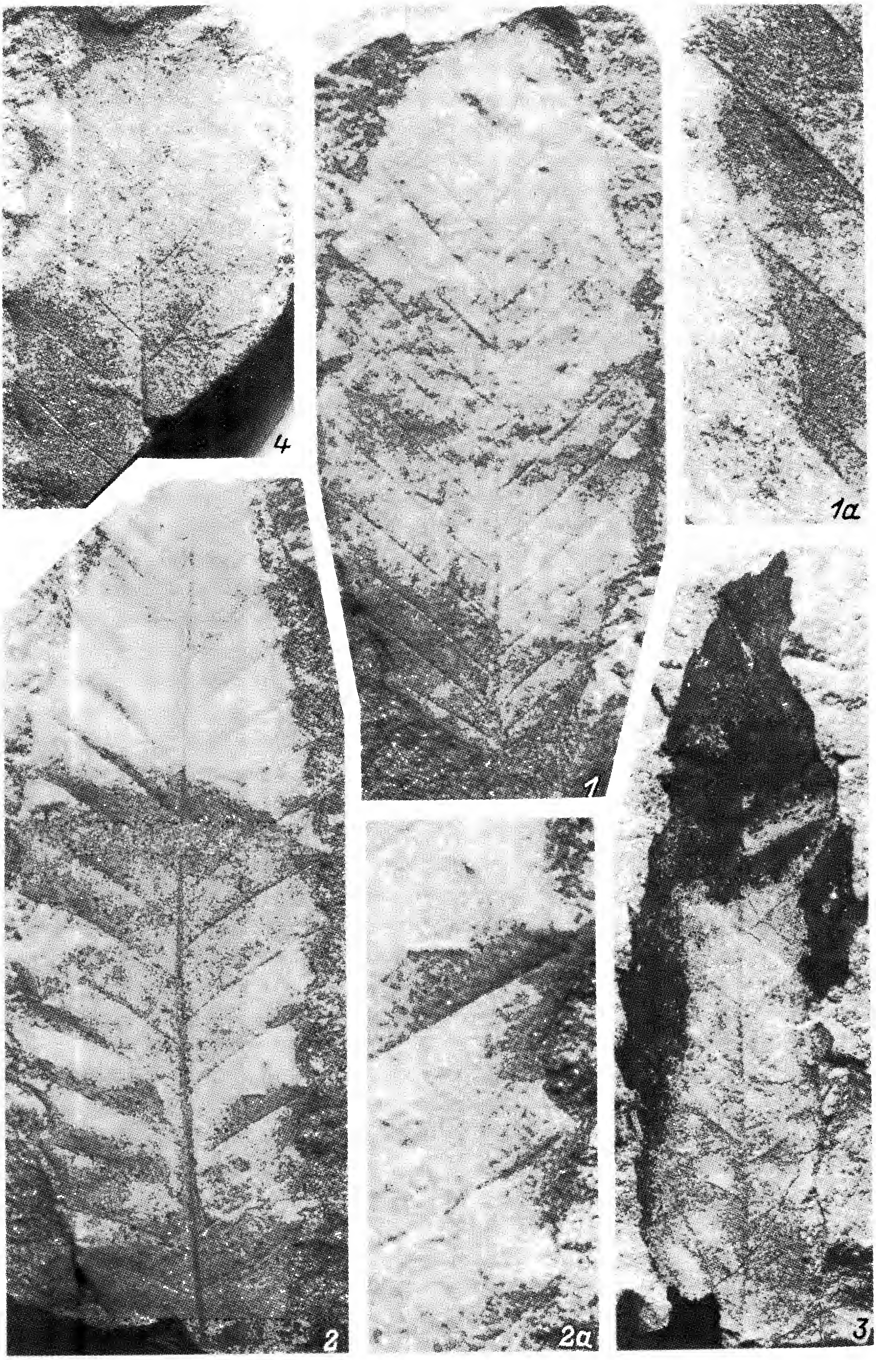


Таблица II.

1, 1a — *Fagus chankaica* (*1* — кол. 9017-2, обр. 181; *1a* — то же, ×2.5); *2, 2a, 3* — *Quercus miovariabilis* (*2* — кол. 9017-2, обр. 212, *2a* — то же, ×2.5, *3* — кол. 9017-2, обр. 122); *4* — *Castanea miomollissima* (кол. 9017-2, обр. 297).

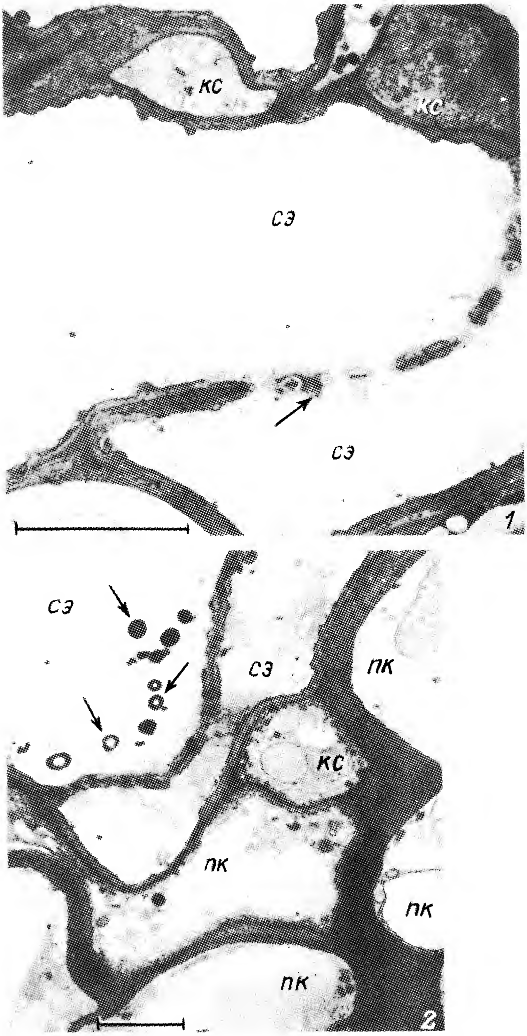


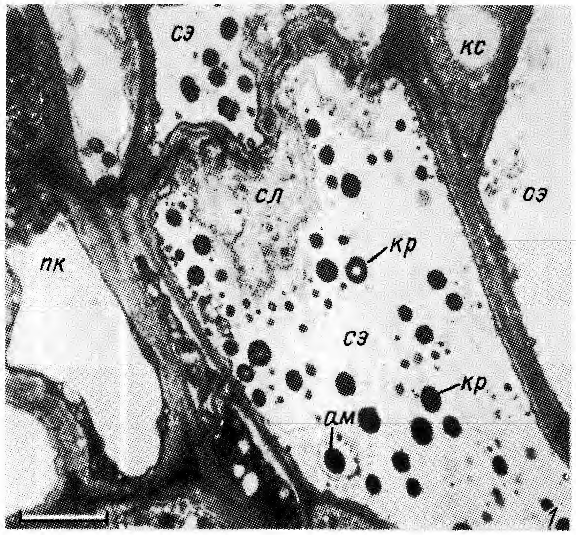
Таблица I. Фрагменты проводящей флоэмы *Betula pendula* var. *pendula* в зонах ситовидных перегородок между соседними ситовидными трубками (период активной деятельности камбия — начало июля).

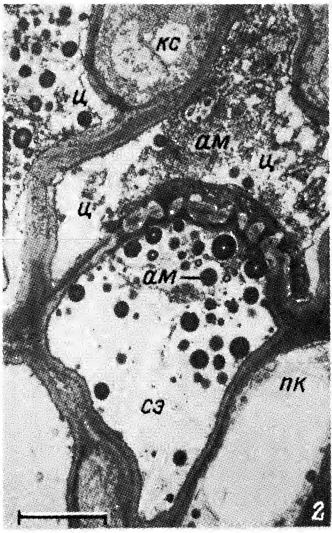
1 — ситовидные элементы, полости которых почти пустые. Стрелкой указан фибриллярный материал, пронизывающий отверстия ситовидных пор. *2* — зона контакта двух ситовидных элементов, один из которых содержит небольшое количество крахмала (стрелки). *кс* — клетка-спутник; *пк* — паренхимная клетка; *сэ* — ситовидный элемент. Масштабная линейка: *1* — 10 мкм, *2* — 5 мкм.

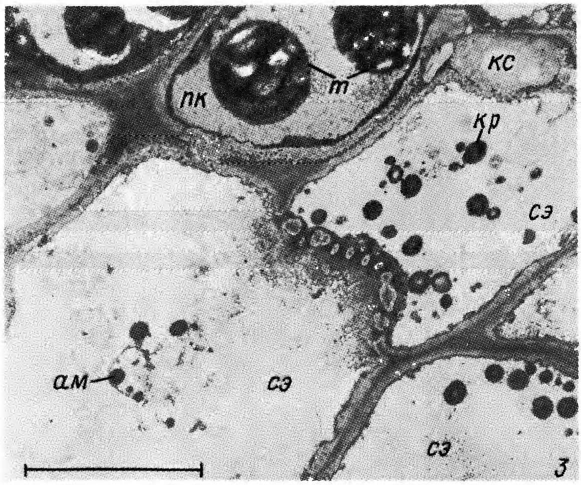
Таблица II. Фрагменты проводящей флоэмы *Betula pendula* var. *carelica* в зонах ситовидных перегородок между соседними ситовидными трубками (период активной деятельности камбия — начало июля).

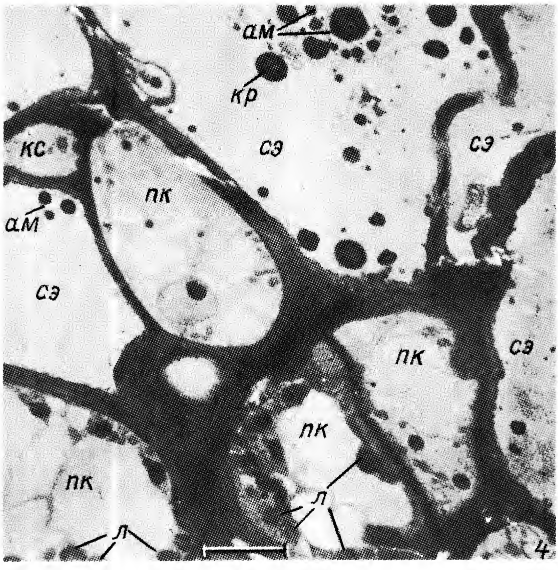
1 — крахмал, заполняющий полости 2 смежных ситовидных элементов, и слизевидное образование в зоне ситовидной перегородки. *2* — фрагменты молодых ситовидных трубок на разных стадиях деградации цитоплазмы. *3* — крупные включения танина в вакуолях паренхимных клеток. *4* — многочисленные липидные включения в паренхимных клетках. *5* — амилопласт в молодой ситовидной трубке, содержащий крахмал и фибриллярный материал. *ам* — амилопласты (на разных стадиях исчезновения их оболочек); *кр* — крахмальные зерна; *л* — липидные капли; *сл* — слизевидный компонент содержимого ситовидной трубки; *т* — включения танина; *ц* — деградирующая цитоплазма; остальные обозначения те же, что и на табл. I. Масштабная линейка: *1, 2, 4* — 5 мкм; *3* — 10 мкм; *5* — 3 мкм.

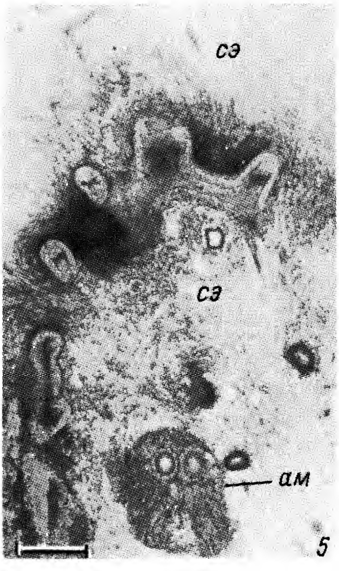
К с. 67


1
сэ
кс
сл
сэ
пк
кр
сэ
кр
ам


2
кс
ц
ам
ц
ц
ам
пк
сэ


3
т
кс
пк
кр
сэ
ам
сэ
сэ


4
ам
кр
кс
сэ
сэ
пк
ам
сэ
сэ
пк
пк
пк
л
л


5
сэ
сэ
ам

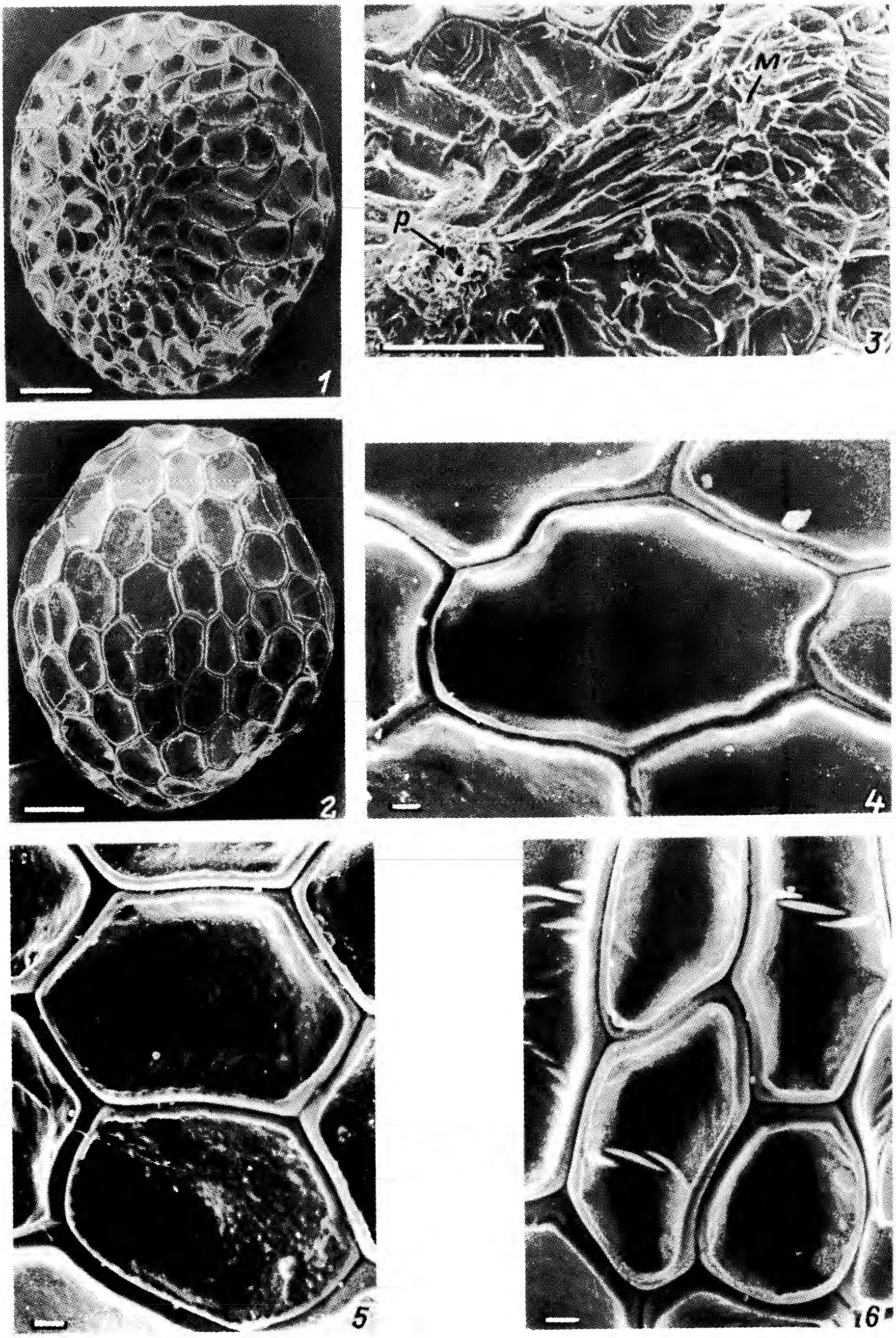


Таблица I. Семена видов рода *Argophyllum.*

1, 6 — *A. laxum*; *2, 3, 5* — *A. nitidum*; *4* — *A. rufum*. *1* — общий вид семени с вентральной стороны; *2* — общий вид семени с дорсальной стороны; *3* — область микропиле—рубчик; *4, 5, 6* — фрагменты структуры поверхности. *м* — микропиле; *р* — рубчик. Масштабная линейка: *1—3* — 100 мкм; *4—6* — 10 мкм.

К с. 70

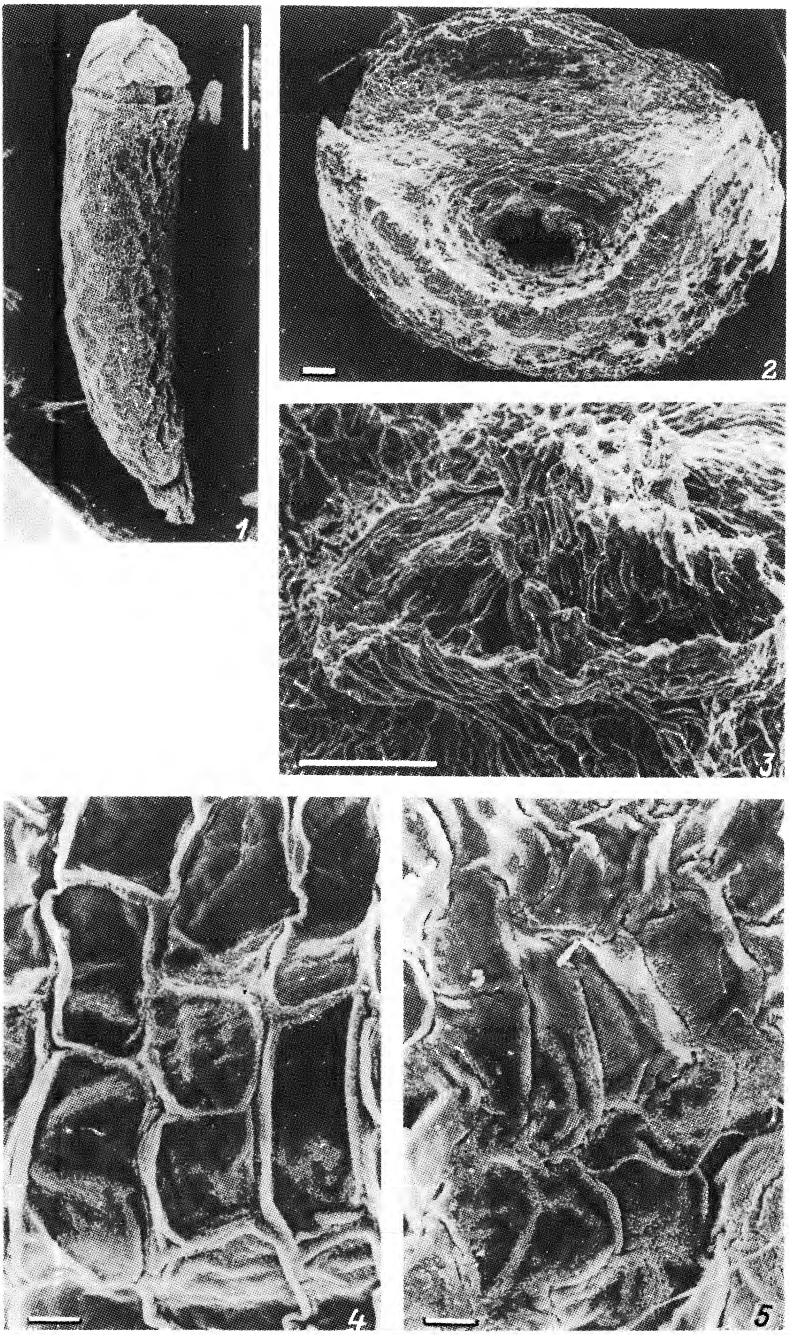


Таблица II. Семена и плацента-«пробка» видов рода *Corokia*.

1—4 — *C. collenetei*, *5* — *C. buddleioides*; *1* — общий вид семени сбоку; *2* — плацента-«пробка»; *3* — рубчик с проводящим пучком; *4, 5* — фрагменты структуры поверхности. Масштабная линейка: *1* — 1 мм; *2, 3* — 100 мкм; *4, 5* — 10 мкм.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1997. Т. 82. № 9. 1—160.